

UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID

FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

Departamento de Biología Animal I



**SISTEMÁTICA, ANATOMÍA, ESTRUCTURA Y FUNCIÓN DE
CTENOCYSTOIDEA (ECHINODERMATA, CARPOIDEA) DEL
PALEOZOICO INFERIOR**

MEMORIA PARA OPTAR AL GRADO DE DOCTOR

PRESENTADA POR

Patricio Domínguez Alonso

Bajo la dirección de la doctora

María Dolores Gil Cid

Madrid, 1999

ISBN: 84-669-2421-3

CTENOCYSTOIDEA



SISTEMÁTICA, ANATOMÍA,
ESTRUCTURA Y FUNCIÓN DE
CTENOCYSTOIDEA
(ECHINODERMATA CARPOIDEA)
DEL PALEOZOICO INFERIOR

Patricio Domínguez Alonso

23248

Madrid, 1999

**Universidad Complutense de Madrid
Facultad de Ciencias Biológicas
Departamento de Biología Animal I**

Tesis Doctoral

**Sistemática, anatomía, estructura y función
de Ctenocystoidea (Echinodermata,
Carmoidea) del Paleozoico Inferior**

Presentada por

Patricio Domínguez Alonso



X-53-375351-0

Directora de la Tesis
Dra. M^a Dolores Gil Cid
Departamento de Paleontología
Facultad de Ciencias Geológicas
Universidad Complutense de
Madrid

Ponente
Dr. Valentín Buencuerpo Arias
Departamento de Biología Animal I
Facultad de Ciencias Biológicas
Universidad Complutense de Madrid

Madrid, 1999



BIBLIOTECA

Memoria realizada por Patricio DOMÍNGUEZ ALONSO para optar al Grado de Doctor en Ciencias Biológicas bajo la dirección de la Dra. M. Dolores GIL CID (Depto. de Paleontología, Fac. CC. Geológicas, UCM), ejerciendo como ponente el Dr. Valentín BUENCUERPO ARIAS (Depto. de Biología Animal I, Facultad de Ciencias Biológicas, UCM).

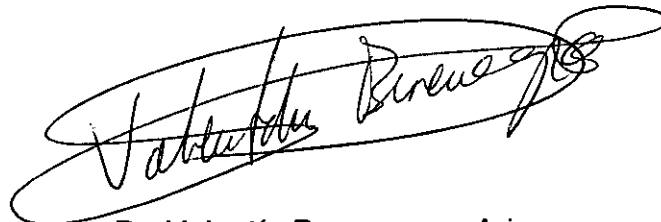


Vº Bº de la Directora



Dra. Dolores Gil Cid

Vº Bº del Ponente



Dr. Valentín Buencuerpo Arias

En cumplimiento del Código Internacional de Nomenclatura Zoológica, artículo 8.6, copias de este trabajo han sido depositadas en las bibliotecas de los siguientes centros y organismos.

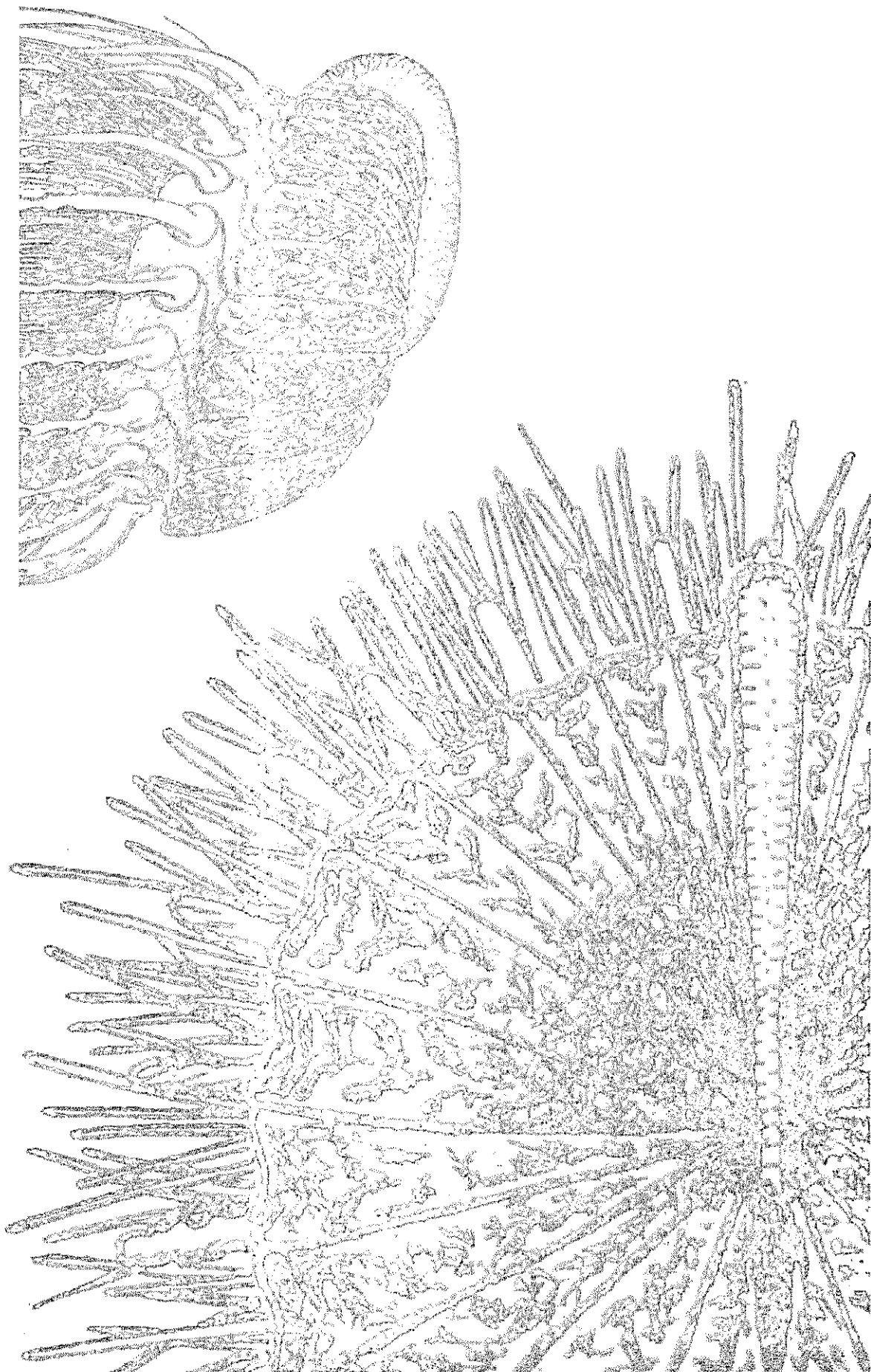
- Universidad Complutense de Madrid, Madrid.
- Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC, Madrid.
- The Natural History Museum, Londres.
- Smithsonian Institution National Museum of Natural History NMNH, Washington D.C.
- Museum für Naturkunde, Berlín.
- Musée National D' Histoire Naturelle, París.

*A mis padres, que no pueden
eludir cierta responsabilidad.*

*Saludo también a los equinodermos como
un noble grupo diseñado especialmente para
confundir a los zoólogos.*

The Invertebrates: Echinodermata

Libby Hyman, 1955



INDICE GENERAL

1.- INTRODUCCIÓN Y OBJETIVOS

2.- PREAMBULO

3.- ANTECEDENTES

Historia del conocimiento de los Ctenocystoideos

4.- MATERIAL ESTUDIADO

Centros, Instituciones y colecciones que tienen depositados o referenciados ejemplares de Ctenocystoideos

Fósiles de Ctenocystoideos estudiados

Fósiles de Ctenocystoideos conocidos

5.- ANATOMÍA

Proceso de reconstrucción del esqueleto

Identificación de osículos

Comparación entre los ejemplares

Reescalado de los ejemplares (normalización).

Montaje previo

Montaje final

Nomenclátor topográfico empleado en Ctenocystoideos

Antecedentes

Propuesta de nomenclatura para los elementos esqueléticos

Explicación del nomenclátor

Nomenclátor topográfico

Anatomía topográfica del esqueleto de los Ctenocystoideos Dizonida

Introducción

Aparato ctenidial

Sistema marginal

Tegumentos dorsal y ventral

Sifón

Articulaciones

Anatomía topográfica del esqueleto en otros planes morfológicos

Monozonida

Aparato ctenidial

Cuerpo

Pleurozonida

Aparato ctenidial

Cuerpo

Azonida

Aparato Ctenidial

Cuerpo

Esplacnología

introducción

Indicios acerca de la anatomía interna

*Indicios acerca de la anatomía interna visibles externamente
(orificios corporales)*

Indicios acerca de la anatomía interna visibles internamente

Interpretación Anatómica de los Dizonida

6.- ESTRUCTURA Y FUNCIÓN

Metodología

Introducción

Método del paradigma

Mecánica estructural

Patrón morfológico Dizonida

Estructura general

Articulaciones

Interpretación funcional

Cuerpo (sistema marginal y estructuras anejas)

Ctenidio

Patrón morfológico Monozonida

Estructura general

Articulaciones

Interpretación funcional

Patrón morfológico Pleurozonida

Estructura general

Articulaciones

Interpretación funcional

Patrón morfológico Azonida

Estructura general

Articulaciones

Interpretación funcional

Cuerpo

Ctenidio

Hidrodinámica

Elementos de Mecánica de Fluidos

**Cambios en velocidad de flujo por cambios en el área de la
sección**

Sistemas de descarga

Flujo entre paredes

Cálculo del número de Reynolds

Análisis hidrodinámico del ctenidio

Análisis del ctenidio de los Dizonida

Interpretación funcional

Análisis del ctenidio de los Azonida

Interpretación funcional

Propulsión a chorro

Introducción

Impulsión continuada

Impulsión mediante pulsos

Efectividad de la propulsión a chorro
Propulsión en Ctenocystoidea Dizonida

7.- TAXONOMÍA

Introducción

Antecedentes

Metodología sistemática empleada

Taxonomía

Clase Ctenocystoidea Robison y Sprinkle, 1969.

Catálogo taxonómico de la Clase Ctenocystoidea Robison y Sprinkle, 1969

Claves prácticas para la identificación de los taxones de la Clase Ctenocystoidea

Descriptiva

Orden Monozonida Orden nov.

Familia Courtessoleidae Fam. nov.

Género *Courtessolea* gen. nov.

Courtessolea moncereti nov. sp.

Orden Pleurozonida Orden nov.

Familia Jugoszoividae Dzik y Orłowski, 1995

Género *Jugoszoivia* Dzik y Orłowski, 1995

Jugoszoivia archaeocyathoides Dzik y Orłowski, 1995

Orden Azonida Orden nov.

Familia Conollidae Fam. nov.

Género *Conollia* gen. nov.

Conollia staffordi sp. nov.

Orden Dizonida Ubaghs y Robison, 1988.

Familia Pembrocystidae Fam. nov.

Género *Pembrocystis* gen. nov.

Pembrocystis gallica sp. nov.

Familia Ctenocystidae Sprinkle y Robison, 1978.

Género *Etoctenocystis* Fatka y Kordule, 1985.

Etoctenocystis bohémica Fatka y Kordule, 1985.

Género *Gilcidia* gen. nov.

Gilcidia smithi (Ubaghs, 1987) (comb. nov.)

Gilcidia jagoi (Jell, Burrett y Banks, 1985) (comb. nov.)

Gilcidia viviannae sp. nov.

Género *Ctenocystis* Robison y Sprinkle, 1969.

Ctenocystis utahensis Robison y Sprinkle, 1969.

Ctenocystis colodon Ubaghs y Robison, 1988.

8.- FILOGENIA

Introducción

Metodología y técnicas empleadas

Análisis filogenético en el supuesto de máxima parsimonia
Codificación de caracteres
Diagnos de los cladogramas
 Estadísticos descriptivos
 Longitud
 Índice de Consistencia
 Índice de Homoplasia
 Índice de Retención
 Índice de Consistencia Reescalado
 Confianza de la topología obtenida
 Bootstrap (-ing)
 Índice de Colapso o de Soporte de Bremer
 Firmeza de los Datos de Goloboff
Pesaje sucesivo
Análisis de los caracteres: optimización
Clasificación
Análisis filogenético de la Clase Ctenocystoidea
Análisis filogenético externo de la Clase Ctenocystoidea
 Taxones a sistematizar y Grupo Externo
 Descripción de las series de transformación de los
 caracteres
 Resultados y Discusión
 Construcción del cladograma
 Diagnos de las topologías iniciales obtenidas
 Estadísticos descriptivos
 Confianza de las topologías obtenidas
 Bootstrap (-ing)
 Índice de Colapso o de Soporte de Bremer
 Exploración del árbol obtenido y optimización de
 caracteres
Análisis filogenético interno de la Clase Ctenocystoidea
 Taxones a sistematizar y Grupo Externo
 Descripción de las series de transformación de los
 caracteres
 Resultados y discusión
 Construcción del Cladograma
 Descripción del árbol obtenido: diagnosis
 Estadísticos descriptivos
 Confianza de la topología obtenida
 Bootstrap (-ing)
 Índice de Colapso o de Soporte de Bremer
 Firmeza de los Datos de Goloboff
 Exploración del árbol obtenido y optimización de
 caracteres
 Colapso de ramas
 Evolución de los caracteres y su optimización
 Descripción del árbol: apomorfías
 Hipótesis filogenética propuesta

9.- BIOESTRATIGRAFIA Y PALEOBIOGEOGRAFÍA

Bioestratigrafia

Consideraciones bioestratigráficas

Bioestratigrafia global de Ctenocystoideos

Paleobiogeografía

Metodología y técnicas empleadas

Consideraciones y comentarios

Análisis de dispersión-vicarianza

Taxones considerados

Resultados

10.- CONCLUSIONES

11.- BIBLIOGRAFÍA

Agradecimientos

Son muchas las personas e instituciones que, en mayor o menor medida, han contribuido en esta Tesis Doctoral, sin embargo, son mis padres quienes hecho posible su desarrollo y es a quienes les dedico este que, en definitiva, es su trabajo.

Quiero agradecer a la ayuda, apoyo y amistad que en todo momento me prestó mi directora de Tesis, la Dra. M^a Dolores Gil Cid, quien me propuso abordar el estudio de los equinodermos.

A mi amigo el Dr. RICHARD P. S. JEFFERIES, quien me propuso centrar mi trabajo en Ctenocystoideos, proporcionandome en todo momento su apoyo, ideas -muchas de ellas inéditas-, así como buena parte del material estudiado.

Al Profesor G. Ubaghs quien, a pesar de las grandes diferencias de opinión respecto a la interpretación de los carpoideos, guió mis pasos hacia los calcicordados proponiendome trabajar con R. P. S. Jefferies. En este mismo sentido debo mencionar al Dr. RONALD PARSLEY por su cordialidad y plena disposición.

Mención aparte merece el caso del Prof. JAMES SPRINKLE, coautor del primer ctenocystoideo descrito, quien durante mi visita al Smithsonian Institution en 1997, me facilitó con celeridad el acceso al material tipo de Ctenocystoideos americanos que tenía él a préstamo pendientes de profundizar en su estudio. A JANH TOMPSON, collections manager del Department of Paleobiology del National Museum of Natural History (Smithsonian Institution) de Washington D. C. y a sus colaboradores quienes amablemente facilitaron, en todo momento, el estudio del material tipo y no tipo de Ctenocystis utahensis, Ctenocystis colodon, así como otro material de carpoideos y pelmatozoos de gran interés para el desarrollo de mi línea investigadora. Este agradecimiento se hace extensivo a DOUGLAS ERWIN, curator del mismo departamento, quien me facilitó las tareas llevadas a cabo en esta Institución.

A D. VIZCAINO, investigador del Cámbrico de la Montaña Negra y seguidor de la escuela de R. COURTESOLE, me proporcionó, además de amistad, una buena parte del material de su colección particular procedente de la Montaña Negra y Bohemia.

Al Dr. Sergei ROZNOV, por sus comentarios acerca de los ctenocystoideos siberianos.

A la Dra. VIVIANNE BERG-MADSEN, de la Universidad de Uppsala, me cedió amablemente material de Bornholm para su estudio y a quien dedico la especie que con esos fósiles describo y a MONICA MARTÍ MUS, quien me proporcionó, en forma de herramienta, el material necesario para describir la especie báltica. Así mismo, he de

agradecerle las magnificas imagenes de SEM que realizó ella misma y que han servido en este trabajo para ilustrar la descripción de Gilcidia viviannae.

A la serie tipo de Ctenocystis colodon y a la Dra. MILAGRO COCA ABIA.

Al Dr. MIGUEL ANGEL ALONSO ZARAZAGA, entomólogo y taxónomo del Museo Nacional de Ciencias Naturales de Madrid (CSIC) quien me asesoró en los aspectos más sórdidos de la taxonomía.

A la Dra. MARIA ANGELES RAMOS del Museo Nacional de Ciencias Naturales de Madrid (CSIC), organizadora del Erasmus Intensive Course on Biological Sytematics, que me dio la oportunidad de profundizar mis conocimientos en fistemática y filogenia. En este sentido hago extensivo mi agradecimiento al Dr. FREDRERICH RONQUIST, de la Universidad de Uppsala, me proporcionó una herramienta y metodología biogeográfica eficaz y me asesoró en su utilización, así como al Dr. OLE SEBERG, editor de Cladistics, por aclararme algunos conceptos sobre análisis filogenético.

Al Dr. M. TORRES, del Instituto de Fisica Aplicada (CSIC), por darme un punto de vista físico de problemas netamente biológicos.

Al Dr. GERD GEYER y al Dr. WOLF-PETER FRIEDRICH por compartir sus ideas, entonces ineditas, acerca de los Cincta.

Al equipo de Atapuerca; especialmente a NURIA GARCÍA.

AL Dr. SIXTO FERNÁNDEZ LÓPEZ, Dr. ENRIQUE SILVÁN, M. ESCRIBANO, LUIS SARACHAGA y a CONCHITA SEGURA, a todos ellos por la amistad y apoyo ofrecidos.

Respecto a las instituciones debo expresar en primer lugar mi más sincero agradecimiento al Departamento de Paleontología de la Universidad Complutense, donde he realizado regularmente mis actividades investigadoras

Al Department of Paleobiology de Smithsonian Institution. Washington D. C.

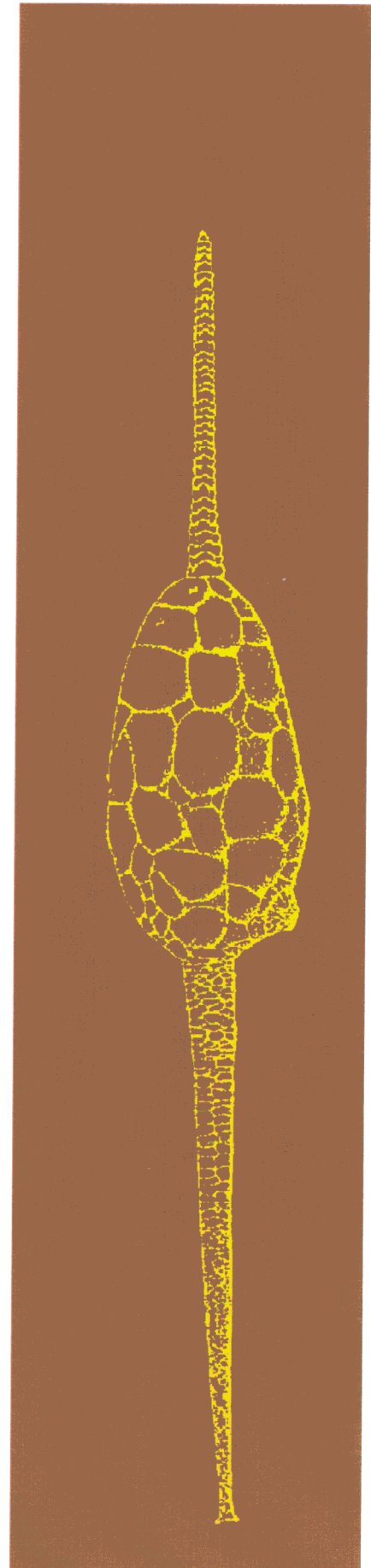
Al Department of Palaeontology de The Natural History Museum. Londres

Al Servicio de Microscopia Electronica del US Department of Agriculture-National Museum of Natural History (Smithsonian Institution) de Washington D. C.

A la memoria de Don BERMUDO MELÉNDEZ, pionero en los estudios modernos de equinodermos paleozoicos españoles, y a todos aquellos otros autores que, sin saberlo, han contribuido a mi formación.

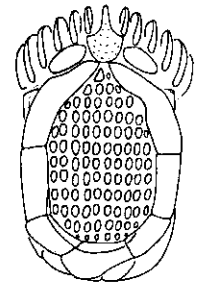
1

Introducción y objetivos

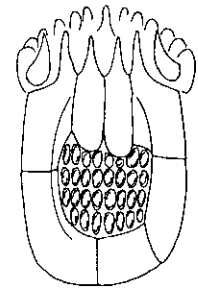


Introducción

Los Ctenocystoideos (v.g. *Gilcidia*) fueron animales de tamaño muy pequeño, deprimidos y casi bilaterales, habitaron fondos marinos de hace 540-350 millones de años con una distribución mundial. Estos organismos son tan diferentes de los otros fósiles conocidos que se les atribuyó rango taxonómico de Clase. Entre los equinodermos actuales pueden distinguirse cinco Clases, si bien el número de Clases extinguidas se puede situar, dependiendo de los autores, en torno a la veintena. Todos los equinodermos actuales presentan una simetría radial que puede quedar secundariamente enmascarada. La disposición de sus órganos según un patrón pentámero y la posesión de un esqueleto dérmico en el que cada osículo o placa se encuentra formado por un cristal de calcita, son características primitivas que se encuentran en sus ancestros. Otra característica primitiva de estos animales es la transformación de una de las cavidades corporales en un sistema de tubos rellenos de líquido con prolongaciones que asoman al exterior que son capaces moverse al incharse; este sistema es conocido como sistema vascular acuífero.



Gilcidia (vista dorsal)



Gilcidia (vista ventral)

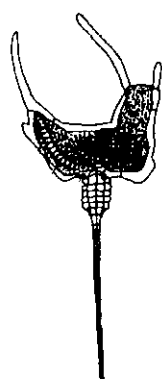
Sin embargo, desde hace siglo y medio se conocen unos fósiles marinos muy antiguos que presentan este tipo de esqueleto pero no muestran rasgo alguno de simetría radial y algunos tampoco presentan este sistema vascular. El cuerpo de estos animales es oblongo, con forma de fruto, por lo que son conocidos como Carpoideos; habitaron los fondos marinos desde hace unos 570 millones de años hasta hace unos 370, por lo que sus restos se encuentran en rocas de esta edad. En la actualidad, se conocen cinco grandes grupos de carpoideos; siendo cuatro de ellos ya conocidos desde finales del siglo pasado.



Dendrocystoides

Los Soluta (v.g. *Dendrocystoides*) presentan una cabeza globosa, asimétrica, algo aplastada con una cola posterior y un brazo anterior. El esqueleto de la cabeza se encuentra formado por placas

poligonales, delgadas e irregularmente dispuestas. Algunos presentan una hendidura branquial situada en la parte izquierda de la cabeza. El brazo anterior presenta un sistema vascular acuífero. Vivieron desde el Cámbrico hasta el Devónico y la mayor parte de ellos pueden considerarse Cordados.



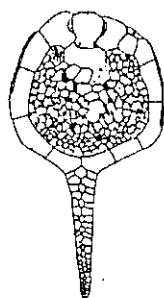
Cothurnocystis

Los Cornuta (v. g. *Cothurnocystis*) tienen una cabeza aplastada, de contorno muy asimétrico y con una cola posterior bilateralmente simétrica. Probablemente derivaron de los Soluta al perder el brazo anterior. Presentan varias hendiduras branquiales en el lado izquierdo de la cabeza. Tan sólo en los más primitivos se aprecian restos del sistema vascular acuífero. Sus fósiles son conocidos en rocas de edad Cámbrica y Ordovícica.

Los Mitrata (v. g. *Peltocystis*) tienen una cabeza y una cola de aspecto externo bilateral. La cabeza internamente presenta un alto grado de asimetrías, entre las que destaca la formación secundaria de unas hendiduras branquiales derechas. Carecen de sistema vascular acuífero. Todos los Mitrata conocidos pueden ser asignados a cada uno de los tres subphyla de Cordados. Sus fósiles son conocidos en rocas de edad Ordovícico-Carbonífera.



Peltocystis



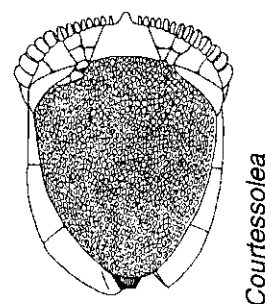
Trochocystites

Los Cineta (v.g. *Trochocystites*) fueron los primeros carpoideos conocidos y también los primeros en ser citados para España (DE PRADO, VERNEUIL y BARRANDE 1856). Tienen forma de raqueta de tenis con un cuerpo deprimido y discoidal y una cola posterior. En el extremo anterior se encuentra la boca flanqueada por las dos únicas ramas de su sistema vascular acuífero, los equinodermos actuales tienen cinco en una disposición radial. En posición frontal presentan una hendidura branquial cubierta por un opérculo. Los Cineta se encuentran en rocas de edad Cámbrica. Probablemente descendieron de los Soluta más primitivos.

El quinto grupo de carpoideos, los Ctenocystoideos, fue dado a conocer hace apenas treinta años y hasta hace casi una década tan sólo se conocía una única especie.

Sus fósiles han sido encontrados en rocas de edad Cambro-Ordovícica y aunque pueden ser localmente muy abundantes podemos calificarlos como muy escasos. El

nivel de conocimiento existente acerca de estos animales es muy bajo, tan solo se abordaron estudios alfa-taxonómicos, así como estudios preliminares en los que se realizaron algunas propuestas acerca de su estructura y función. Entre los factores que han dificultado su estudio podemos citar:



- ▶ El escaso número de especies conocidas: entre 1969 y 1984 tan sólo había una especie descrita, en 1992 cinco (el año en que comenzó oficialmente este trabajo de Tesis Doctoral) y en 1995 seis.
- ▶ El escaso número de fósiles encontrados y su dispersión geográfica que afecta tanto al trabajo de campo como al depósito de ejemplares en instituciones.
- ▶ La fragmentación y dispersión de sus restos anatómicos. Por lo común el esqueleto ha sido desarticulado y sus elementos dispersados. Por otra parte suelen aparecer como moldes externos en los que no aparece el esqueleto original, por lo que deben hacerse réplicas en materiales plásticos.
- ▶ Su tamaño muy pequeño: fueron organismos con una longitud total de entre 2,5 y 6 mm. Al encontrarse fragmentados sus partes tienen longitudes en torno a un centenar de micrómetros; sin embargo, a pesar de sus dimensiones, han de emplearse técnicas de macropaleontología.
- ▶ La novedad que representaba su plan morfológico y por lo tanto la falta de tradición en su estudio, para poder compararlos con otros animales mejor conocidos.

Objetivos

El propósito de este trabajo de Tesis Doctoral ha sido profundizar en el conocimiento de los Ctenocystoideos, uno de los grupos animales extinguidos peor conocidos y de los que menos se ha escrito.

Como punto de partida se estudiarán los fósiles comprendiendo la forma de cada elemento esquelético así como los patrones de desarticulación de sus partes, para después reconstruir tridimensionalmente todas las especies estudiadas. Una vez conocida la estructura de cada una de ellas se abordará el estudio taxonómico del grupo; se exploraran las relaciones filogenéticas tanto externas (con otros grupos ya conocidos) como internas (entre las especies de ctenocystoideos). Se reconstruirá la estructura mecánica de estos organismos, se analizarán las posibilidades de movimiento entre sus partes y la capacidad de impulsión de masas de aguas tratando de comprender las capacidades adaptativas de estos organismos.

Desarrollo del trabajo llevado a cabo: metodología, adecuación de los objetivos parciales propuestos e integración de los mismos

El carácter dinámico de la investigación realizada nos ha forzado a una continua modificación de los objetivos propuestos en un principio. La novedad de los estudios sobre Ctenocystoideos queda patente al contemplar el conjunto de la bibliografía existente: el conocimiento básico de estos organismos se encuentra plasmado en una treintena de páginas distribuidas en siete trabajos, quedando prácticamente reducido a un estado alfa-taxonómico (ROBISON y SPRINKLE 1969, SPRINKLE y ROBISON 1978, JELL, BURRET y BANKS 1985, FATKA y KORDULE 1985, UBAGHS 1987, UBAGHS y ROBISON 1988 y DZIK y ORLOWSKY 1995) y a algunas indicaciones funcionales de una única especie (ROBISON y SPRINKLE 1969, SPRINKLE y ROBISON 1978).

En este marco base y como punto de partida elemental sobre el que poder basar estudios posteriores, nos planteamos obtener una representación

tridimensional detallada de cada uno de los taxones conocidos de *Ctenocystoideos*. El objetivo inmediato de esta fase de la investigación era, obviamente, la reconstrucción del esqueleto de estos animales para a continuación poder reconstruirlos en su totalidad.

Iniciamos este trabajo con la reconstrucción simultanea de dos especies: *Ctenocystis utahensis* ROBISON y SPRINKLE 1969 y *Pembrocystis gallica* nov. gen. nov. sp., ya que ambas representaban dos casos tafonómicos extremos que resultaban ideales para la comprensión del grupo.

La práctica totalidad de los especímenes fósiles de *Ct. utahensis* se encuentran articulados y permiten una entender la disposición tridimensional de los elementos esqueléticos; esa es su gran ventaja, pero lamentablemente no permiten el estudio de las superficies internas de sus placas ya que estas permanecen ocultas al observador. Con este fin y previo a este trabajo de Tesis Doctoral, en The Natural History Museum y al igual que se hiciera previamente con *Placocystites forbesianus* (Mitrata; JEFFERIES y LEWIS 1978), se preparó un modelo a escala de *Ct. utahensis*. Este modelo fue realizado al ensamblar láminas de estico (poliuretano expandido) obtenidas al redibujar a escala las diferentes secciones pulidas de un espécimen espatizado. Estos modelos a escala de los osículos fueron posteriormente montados por el autor y durante esta operación se detectaron indicios sobre la anatomía interna que posteriormente fueron corroborados en otras especies. Otra grave desventaja de los fósiles de *Ctenocystis utahensis*, a pesar de su magnífico aspecto general, es la ausencia de detalles microestructurales que impiden cualquier tipo de estudio histológico.

Por otra parte, los especímenes de *Pembrocystis gallica* se encuentran completamente desarticulados; hasta el punto de que el contorno general del animal es completamente irreconocible y su reconstrucción llevó algo más de un año de trabajo. Sin embargo, la gran ventaja que ofrecen los fósiles de *Pembrocystis* para el entendimiento del grupo es que muestran superficies que no han podido ser observadas en otras especies, así como una excelente conservación histológica.

Una vez entendida la estructura esquelética de ambas especies, tanto desde el punto de vista de la anatomía como desde el de la organografía microscópica, continuamos reconstruyendo una a una el resto de las especies, integrando los datos de cada especie en un modelo general que auxilie en la identificación de las partes cuando estas se encuentren disgregadas completando aquella información no accesible directa o inmediatamente. El procedimiento práctico de este estudio comparativo ha consistido en plasmar en papel, mediante normas ortogonales, la estructura tridimensional de sus esqueletos. Dificultades añadidas en esta fase de estudio fueron la comprensión de la estructura de tres especies ya que estas, al presentar planes corporales muy diferentes al de *Ctenocystis* y *Pembrocystis*, resultaron ser innovaciones al concepto preliminar (*i. e.* el publicado) de Ctenocystoidea y precisaban por lo tanto de un status taxonómico *ad hoc*.

La taxonomía de Ctenocystoidea se ha caracterizado por la monotípia de la clase durante dieciséis años (*Ctenocystis utahensis*), seguida de un periodo de comparación referencial a esta especie. La dificultad del estudio de los fósiles de estos animales y la aparente similitud entre sus especies queda patente ante la lectura de las diagnósis de los diferentes

Clase Ctenocystoidea	Robison & Sprinkle, 1969
Orden Ctenocystida	Ubaghs & Robison, 1988
Familia Ctenocystidae	Sprinkle & Robison, 1978
género <i>Ctenocystis</i>	Robison & Sprinkle, 1969
<i>Ct. utahensis</i>	Robison & Sprinkle, 1969
<i>Ct. jagoi</i>	Jell <i>et al.</i> 1985
<i>Ct. smithi</i>	Ubaghs, 1987
<i>Ct. colodon</i>	Ubaghs & Robison, 1988
género <i>Etoctenocystis</i>	Fatka & Kordule, 1985
<i>E. bohémica</i>	Fatka & Kordule, 1985
Familia Jugoszoviidae	Dzik & Orłowski, 1995
(sin adscripción explícita a ningún orden)	
género <i>Jugoszovia</i>	Dzik & Orłowski, 1995
<i>J. archaeocyathoides</i>	Dzik & Orłowski, 1995

Taxonomía previa de Ctenocystoidea

taxones: como ejemplo significativo baste la existencia de criterios similares para agrupar cuatro especies en el género *Ctenocystis* que para mantener *Etoctenocystis* como género independiente ya que la diferencia básica de este último con el primero es un artefacto. Ante esta situación fue necesaria una revisión taxonómica del grupo que fijara con propiedad las características de cada taxón en un sistema coherente donde poder incluir apropiadamente las

nuevas especies que se describen en este trabajo.

Entre las contribuciones más significativas al marco taxonómico previo a este trabajo de Tesis Doctoral se encuentra la proposición de cuatro ordenes que denominan a sendos grupos con patrones morfológicos distintivos. El estudio y diferenciación de los mismos se ha basado en estudios anatómicos detallados así como en aspectos de la interpretación de su comportamiento biomecánico e hidrodinámico. La exploración de las características funcionales de estos organismos se ha apoyado fundamentalmente en el método del paradigma y en el uso extensivo de técnicas y métodos quizá más propios del campo de las ingenierías que de la zoología; en este sentido ha sido de gran auxilio la formación técnica del autor en ingeniería sanitaria.

El conocimiento adquirido acerca del diseño mecánico de estos organismos -claro está que no en un sentido teleológico sino evolutivo y adaptativo- nos ha permitido diferenciar aún más el significado de cada uno de los cuatro patrones morfológicos reforzando con nuevos caracteres los taxones propuestos y así poder comenzar a considerar su relación con otros organismos. En este punto, nos planteamos la necesidad de establecer con propiedad y con criterios objetivables, las relaciones existentes entre los taxones estudiados en el marco de la sistemática filogenética. El objetivo en esta fase de estudio fue el establecimiento de grupos naturales, esto es monofiléticos, y comprender las relaciones entre los mismos y para ello se han utilizado diferentes técnicas cladistas. Estudio que, por otra parte, ha sido concomitante a la caracterización de las hipótesis de evolución de las diferentes estructuras o estrategias adaptativas que presentan los diferentes taxones.

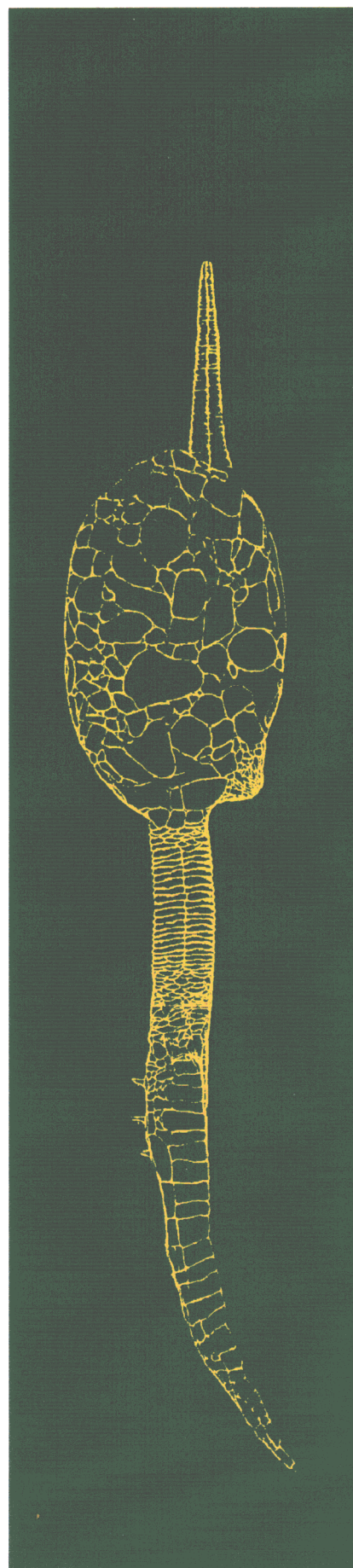
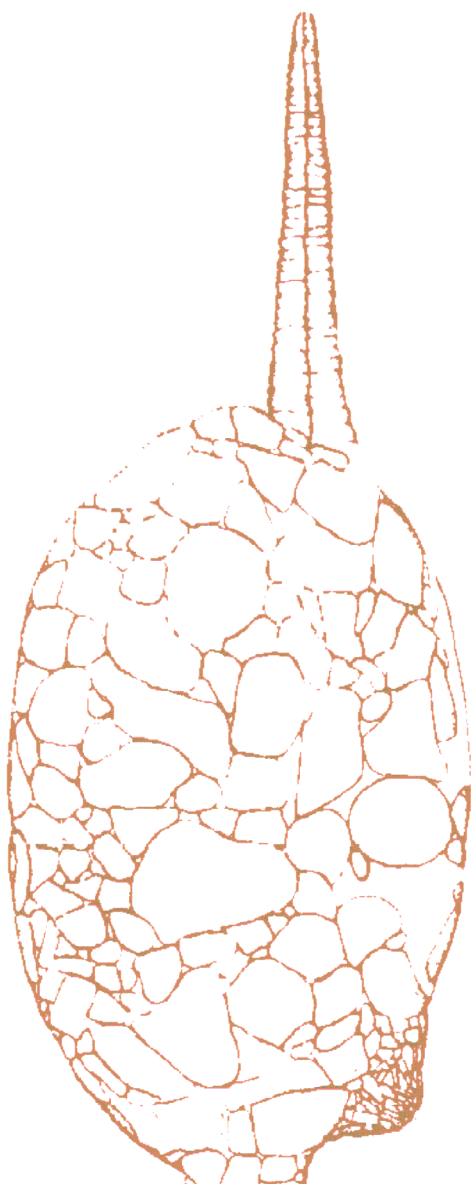
Paralelamente al desarrollo de esta Tesis Doctoral se han llevado a cabo investigaciones en grupos próximos de fósiles y actuales, que cubren entre otros Crinoidea, Blastoidea, Cystoidea, Cineta, Soluta (inérito), Helicoplacoidea (inérito), Cornuta y Mitrata entre los fósiles y Crinoidea, Asteroidea, Ofiuroides, Holothuroidea y Echinoidea entre los actuales; bajo aspectos tan diferentes como la nomenclatura, taxonomía, filogenia,

biogeografía, faunística, bioestratigrafía, paleosinecología, función, morfología, morfometría y anatomía.

Esta perspectiva multidisciplinar y pluritaxonómica ha permitido poseer una amplia concepción del grupo objeto de estudio, comprendiendo los diferentes problemas inherentes a su estudio y permitiendo abordar todos los objetivos preliminares así como aquellos otros que surgieron como resultado del desarrollo del estudio de los Ctenocystoideos. El profundo conocimiento adquirido en este grupo, ya justifica en sí mismo esta Tesis Doctoral. Además, su perspectiva paleobiológica ha permitido la actualización y el progreso en la reconstrucción tanto mecánico-anatómica como evolutiva de estos pequeños y poco conocidos organismos que habitaron los mares paleozoicos.

2

Marco filogenético



Durante un largo periodo de tiempo los deuterostomos (Superfilum Deuterostomia) han sido considerados como un grupo compuesto por un numero relativamente elevado de Fila que se contraponía al de los protóstomos. Entre los Fila tradicionalmente incluidos entre los Deuterostomos se encuentran los Pogonofora, Chaetognata, Echinodermata, Chordata, Hemichordata e incluso los lofoforados). En la actualidad, hay un consenso general en considerar deuterostomos, o al menos como deuterostomos *s. str.* tan sólo a los Fila Echinodermata, Chordata y Hemichordata.

Desde el descubrimiento de los Pogonophora (Filum Pogonophora BEKLEMISHEV, 1944), su posición filogenética ha sido severamente discutida con propuestas dispares que los situaban entre los protóstomos o los deuterostomos. La condición deuterostoma de los Pogonóforos fue propuesta inicialmente basandose en el estudio de fragmentos del extremo anterior del cuerpo de estos animales. Esta suele ser la iconografía de los libros de texto anteriores a 1964 en los cuales se ponía en evidencia la naturaleza tripartita de su cuerpo. Sin embargo, la condición protóstoma de estos organismos quedó bien establecida tras el estudio de individuos completos que conservaban el extremo posterior del cuerpo (WEBB 1964), así como por su embriología. Análisis filogenéticos recientes basados en la secuencia del 18S rRNA permiten considerarlos como Protóstomos (FIELD *et al.* 1988; LAKE 1990; VALENTINE 1997). Por otra parte, una propuesta reciente basada en la secuenciación de la región de codificación del factor de elongación 1 α (secuenciación de DNA) los considera, así como a los equiuridos, como un filo derivado de anelidos (MCHUNGH 1997) retomando así opiniones anteriores fundamentadas en su morfología y embriología (SOUTHWARD 1975, VAN DER LAND y NØRREVANG 1975).

En este sentido, otro grupo de interés son los sipunculidos que NICHOLS 1967 asoció con los equinodermos basandose en la similitud del sistema hidrostático de los sipunculidos con el sistema vascular-acuífero de los equinodermos, así como por la estructura del penacho de tentáculos ya que

resultaban ser similares a un lofóforo. Entre otros trabajos, LAKE 1990 y VALENTINE 1997 consideran sin lugar a dudas a los sipuncúlidos como protostomos.

Los Chaetognata presentan aún mas problemas de asignación a los deuterostomos que los Pogonóforos (RAFF 1996, p138). Estas especialmente tras los estudios moleculares del 18S rRNA (TELFORD y HOLLAND 1993) y de microestructura que demuestra la ausencia de un peritoneo diferenciado (SHINN y ROBERTS 1994). Argumentos a favor de su caracter deuterostomo pueden ser encontrados en BRUSCA y BRUSCA 1990. Respecto a este grupo de organismos, el debate ya no se centra en considerar a los Chaetognatos como Protostomos o Deuterostomos, sino que en la actualidad se centra mas bien en el esclarecimiento de las mismas afinidades con los celomados (GEE 1996). Aún sera pues necesario contar con más información antes de esclarecer las relaciones filogenéticas de los Chaetognatos, que por el momento no pueden ser establecidas con propiedad.

La posición filogenética de los fila de lofoforados (Brachiopoda, Ectoprocta y Phoronidea) ha sido y aún resulta ser en la actualidad objeto de debate (WILLMER 1990, BRUSCA y BRUSCA 1990, GEE 1996), si bien parece haber un acuerdo en considerarlos como un grupo monofilético integrado en la radiación de los protostomos (HALANYCH *et al.* 1995 y 1996, CONWAY-MORRIS *et al.* 1996), si bien las relaciones internas de los fila de este grupo monofilético continua sin resolución objetiva.

Como anticipamos al comienzo de este capítulo, en la actualidad hay un consenso general en considerar a los Deuterostomos como un grupo monofilético formado por tan sólo por tres fila (Echinodermata, Chordata y Hemichordata), sin embargo su ordenación filogenetica interna es discutida tratandose, al igual que el caso de los lofoforados, del clasico "problema de los tres arboles" donde existen argumentos que justifican las tres topologias posibles. La resolución de este problema no es sencilla.

El interés por aclarar el origen de los vertebrados y organismos relacionados subyace en nuestro particular punto de vista antropocéntrico por resolver la cuestión sobre nuestros propios orígenes. Es en esta área de conocimiento donde precisamente surgen las opiniones más encontradas.

La aproximación que hemos encontrado más satisfactoria a la solución del problema del origen de los cordados -el gran grupo donde nos encontramos los humanos- y de los equinodermos -uno de los grupos más cercanamente relacionados con los cordados- es la que desde hace una treintena de años han desarrollado y madurado Richard Jefferies y sus colaboradores al retomar los trabajos previos de GISLÉN 1930 y MATSUMOTO 1929. Estas ideas, que denominaremos Teoría del Calcicordado, se basan en el estudio anatómico detallado de unos organismos oblongos, asimétricos y dotados de un apéndice conocidos como Carpoideos. Estos animales habitaron los mares durante el Paleozoico, con un apogeo entre el Cámbrico Medio y el Ordovícico superior. La argumentación de las ideas relacionadas con la teoría del Calcicordado no resultan fácil de comprender y para ello es preciso estudiar un buen número de ejemplares de Carpoideos y, con posterioridad, integrar estas observaciones en un modelo evolutivo coherente a la luz de la anatomía comparada. Así, deberemos tener en cuenta no ya solo los elementos conservados (esqueleto), sino que habrá que considerar las estructuras que no llegaron a fosilizar pero que dejaron constancia de su existencia mediante impresiones, marcas o cambios de textura en las superficies internas del esqueleto. Afortunadamente los fósiles de carpoideos suelen ser especialmente ricos en este tipo de detalles. La reconstrucción de las partes blandas que no fosilizaron ha de efectuarse necesariamente bajo los criterios de la anatomía comparada. Sólo así llegaremos a comprender el significado anatómico de nuestras observaciones.

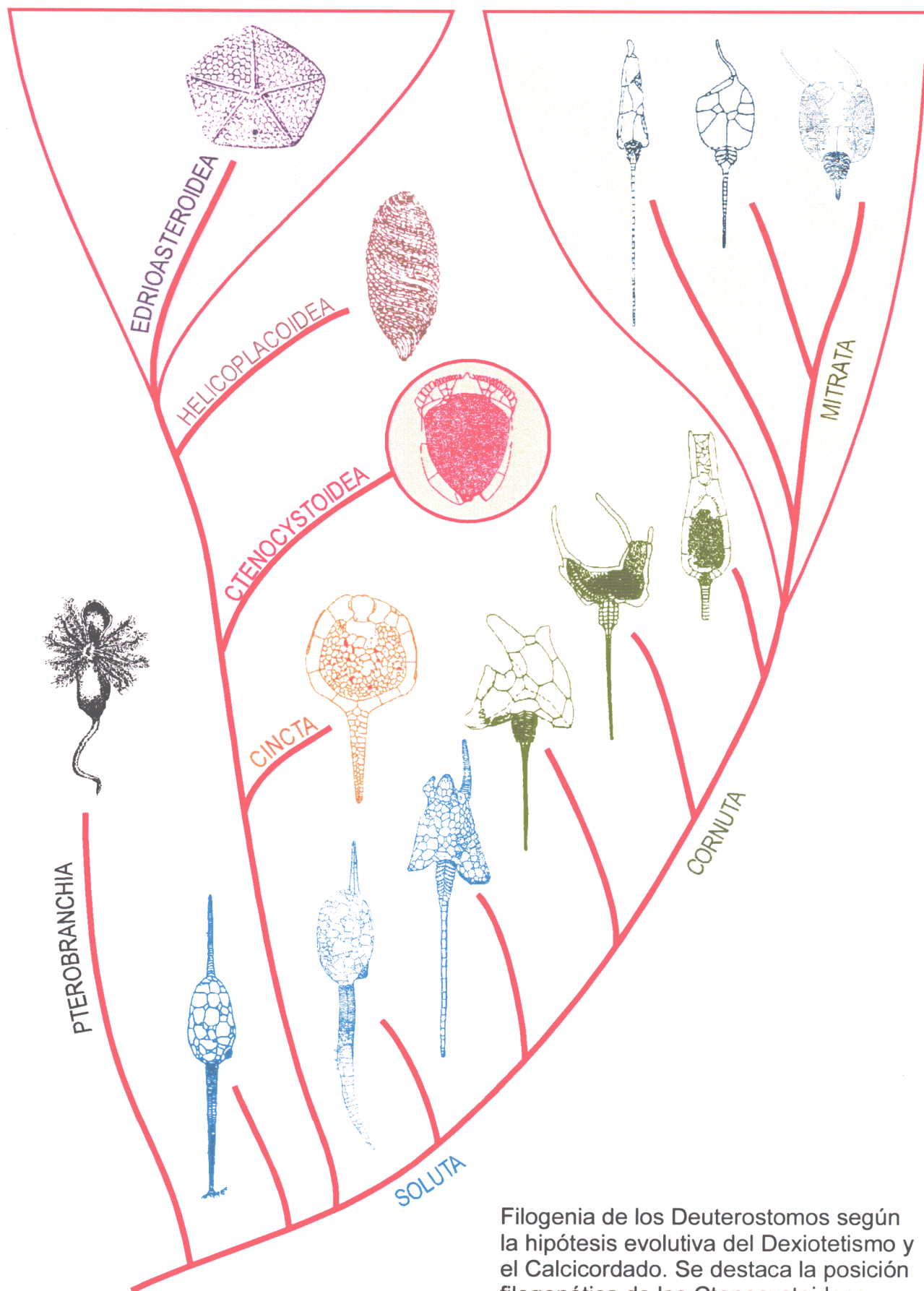
Los fósiles de estos organismos comenzaron a ser conocidos a mediados del siglo pasado y han sido interpretados de formas tan dispares que afectan incluso a la interpretación de lo que es el extremo anterior y posterior del animal y a lo que representa la cara dorsal ventral del animal, por lo que

podríamos hablar de corrientes de pensamiento o escuelas. Una de las interpretaciones más antiguas de estos fósiles se la debemos a JAEKEL (1900 y 1918) y ha sido la que a grandes rasgos se ha mantenido en los manuales de paleontología hasta la publicación de los capítulos correspondientes a Carpoideos en el *Treatise on Invertebrate Paleontology*, la enciclopedia paleontológica por excelencia (UBAGHS y CASTER 1967). George Ubaghs fue uno de los encargados de desarrollar estos capítulos y plasmó en esta obra una serie de ideas innovadoras acerca de la interpretación de estos organismos (UBAGHS 1961, 1967). Se trata de la Teoría del Estilóforo que, debido al carácter enciclopedista del *Treatise*, ha gozado de gran difusión entre los paleontólogos que se iniciaban en el estudio de los carpoideos. Las ideas de Ubaghs se basan, principalmente, en la similitud encontrada entre el apéndice de estos organismos con el brazo de los Pelmatozoos, pero adolecen de graves defectos de interpretación solucionados con sucesivas propuestas que en ocasiones resultan forzadas. Estas ideas tienen gran aceptación por parte de autores como R. Parsley, K. Caster, J. Sprinkle, B. Lefebvre. (PARSLEY 1980, 1982, 1988, 1991; PARSLEY y CASTER 1975, 1982, SPRINKLE 1992, LEFEVBRE 1998). Otra propuesta interesante desde el punto de vista histórico de la debemos a Phylip (1979, 1981) al considerar el apéndice de estos carpoideos equivalente al pedúnculo de los crinoideos. Kolata y colaboradores (KOLATA y JOLLIE 1982 y KOLATA *et al.* 1991) que en principio era seguidor de la Teoría del Estilóforo (Kolata y Guensburg 1979) adoptando las ideas de Phylip, retomaron las ideas previas de JAEKEL (1900, 1918) y BATHER (1913, 1926). La interpretación de Kolata y colaboradores dota a los carpoideos de una cola propulsora y discrepa sustancialmente en las hipótesis de homología del cuerpo de Cornuta y Mitrata. Por lo general, todas estas escuelas consideran al conjunto de los carpoideos como polifiléticos, derivados de formas pentarradiadas típicas o con un origen incierto, explicando las similitudes entre los diferentes grupos de carpoideos desde el punto de vista de convergencias adaptativas.

La originalidad de la Teoría del Calcicordado estriba en su carácter integrador y predictivo. La contemplación del conjunto de los deuterostomos ha

ECHINODERMATA

CHORDATA



Filogenia de los Deuterostomos según la hipótesis evolutiva del Dextiotetismo y el Calcicordado. Se destaca la posición filogenética de los Ctenocystoideos.

permitido realizar propuestas macroevolutivas que afectan a taxones de alto rango de tres fila: Hemichordata, Echinodermata y Chordata. La aportación clave de Jefferies es el concepto de *dexiotetismo*, mediante el que se explican las asimetrías (tanto anatómicas como fisiológicas) observadas en Equinodermos, Cordados y Carpoideos; especialmente aquellas existentes durante el desarrollo.



Cephalodiscus

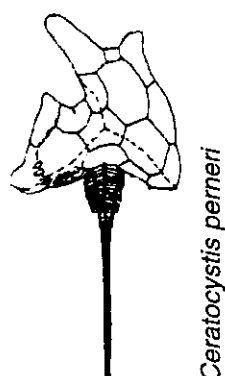
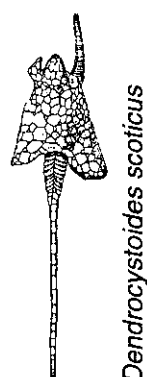
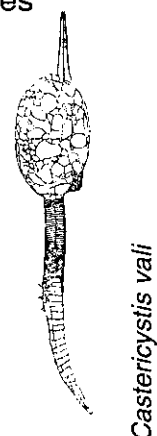
La asimetría izquierda-derecha existente en los Dexiotéticos (= Equinodermos+Cordados) es el resultado del dexiotetismo, un episodio ocurrido en uno de sus ancestros cuando un animal netamente bilateral (el animal predexiotético) similar al actual *Cephalodiscus* (Hemicordado Pterobranquio), reposaría en el fondo marino sobre su costado derecho; este modo de vida adoptado condicionaría su desarrollo, alterando así su simetría. Una analogía que permite una mejor comprensión de esta hipótesis la encontramos en los lenguados (Soleiformes). El animal dexiotético presenta una asimetría muy marcada, con un flanco derecho equivalente a la cara dorsal de *Cephalodiscus* y otro izquierdo homólogo a la ventral de este Pterobranquio, aunque obviamente continúa polarizado con un extremo anterior y otro posterior.

Entre los fósiles conocidos existe un animal similar al animal dexiotético pero dotado de un esqueleto dérmico calcítico similar al que presentan hoy en día los Equinodermos, se trata de *Coleicarpus sprinklei* (Carpoideo Soluta, Cámbrico Medio de Utah). *Coleicarpus* presenta un pedúnculo mediante el cual se fijaba al sustrato y en su interior se encontraba presumiblemente una notocorda. Al presentar las sinapomorfías del animal dexiotético y las simplesiomorfías de Equinodermos y Cordados, *Coleicarpus* debe situarse en el grupo basal de los Dexiotéticos, inmediatamente anterior a la divergencia entre los linajes que darían lugar a Equinodermos y Cordados.



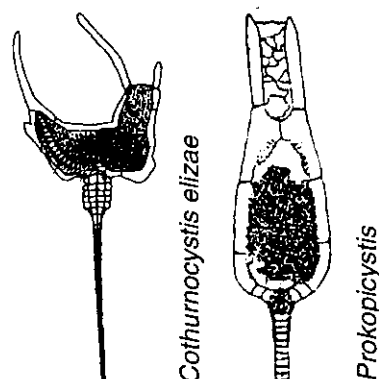
Coleicarpus sprinklei

De estos dos linajes, el que daría lugar a los Cordados actuales alcanzaría una simetría bilateral conspicua en seis pasos sucesivos (JEFFERIES, BROWN y DALEY 1996). El representante más primitivo de este linaje es *Castericystis vali* (Soluta) que, a grandes rasgos, es similar a *Coleicarpus* pero está dotado de una cola falcada libre con tres regiones bien diferenciadas. El plano de simetría de la región distal de esta cola sufriría una contratorsión recuperando la simetría predexiotética; esta es la condición observada en

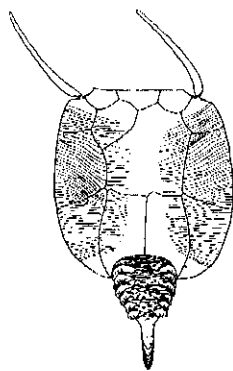


Dendrocystites (Soluta). En la segunda fase continúa la contratorsión que alcanza a la región media de la cola tal y como se observa en *Ceratocystis* (Cornuta). La tercera fase comprende un perfeccionamiento de la simetría bilateral en la totalidad de la cola, sin embargo, la cabeza del animal continúa siendo muy asimétrica (condición dexiotética) como se observa en

Cothurnocystis (Cornuta). La bilateralización continúa en sentido anterior y en *Prokopicystis* (Cornuta) se alcanza una simetría bilateral en el contorno de la cabeza aunque continúa presentando grandes asimetrías internas. La bilateralización de los órganos internos se produce en los Mitrata, primero como aparición de órganos a la izquierda de los antímeros que ya existían a la derecha, lo cual representa el origen de órganos pareados, seguida posteriormente por la bilateralización generalizada del área bucal.



Una vez alcanzada en los Cordados una simetría bilateral secundaria se perdería el esqueleto calcítico de forma independiente en las tres estirpes conocidas de Cordados actuales. Los Craniados desarrollarían un esqueleto cartilaginoso, primero en la cabeza y posteriormente en otras partes del cuerpo; finalmente los vertebrados desarrollarían un esqueleto fosfático. Los

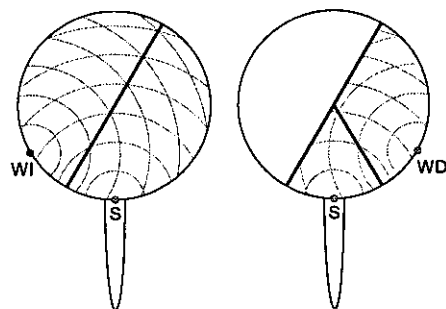


Placocystites forbesianus

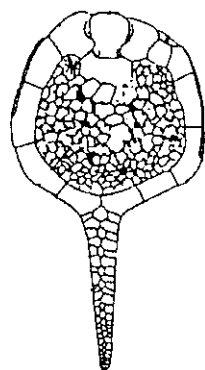
Acraniados retendrían como esqueleto tan sólo la notocorda y la mayor parte de los Tunicados incluso la perdería, especialmente en los estados adultos. La transformación de un Mitrado en un Craniado queda explicada por el sobrecrecimiento de la cola sobre la cabeza de los Mitrados de forma que las porciones anteriores de la cola se desplazan por encima de las vísceras hacia delante dando lugar al tronco y a la parte

notocordal de la cabeza. Por otra parte, hay evidencias de que la cresta neural y las placodas de los Cordados existieron en los antecesores comunes de los Cordados actuales (JEFFERIES *et al.* 1996).

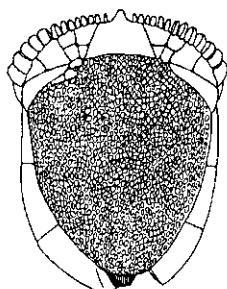
La Teoría del Calcicordado ha recibido apoyo recientemente por parte de la biología del desarrollo al existir mecanismos de expresión génica que explican las asimetrías existentes en Cordados. En aquellos órganos de los Cordados actuales derivados de la cabeza del Calcicordado (entre otros los somitas mandibulares, aparato digestivo, sistema circulatorio del sistema branquial y cerebro) se observan grandes asimetrías que no aparecen en aquellos órganos derivados de la cola del Calcicordado (como la notocorda, riñones, somitas musculares postthioideos y sistemas vascular y nervioso asociados). Así, el límite anterior de la expresión de los genes *Hox* podemos situarlo en el extremo anterior de la cola del Calcicordado. Por último, un modelo simple de desarrollo ontogenético en el que actúa un morfógeno



simetrizante producido en el extremo anterior de la cola (s) que interactúa con otro morfógeno lateralizante producido primero desde la izquierda (WI) y posteriormente desde la derecha (WD), pudo haber actuado en la aparición y desarrollo de órganos pareados (JEFFERIES *et al.* 1996).



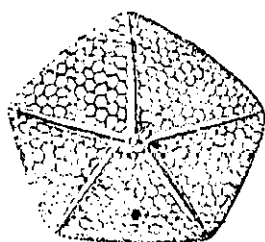
Trochocystites bohemicus



Courtessolea



Westgardella



Stromatocystites

La historia evolutiva del linaje que dió lugar a los Equinodermos actuales comprende varios pasos sucesivos observables en los carpoideos Cincta (v.g. *Trochocystites*), en los Ctenocystoideos (v. g. *Courtessolea*), en los Helicoplacoideos (v. g. *Westgardella*) y finalmente en los Edrioasteroideos primitivos (Stromatocystítidos) y Eocrinoideos. Estos pasos supondrían la adquisición de una nueva simetría bilateral que enmascara a la asimetría dextiotética. Este hecho resulta especialmente patente al observar el sistema ambulacral.

Coleicarpus (Carpoideo Soluta), que es considerado el carpoideo más primitivo y antecesor común de Cordados y equinodermos, poseía un sistema ambulacral dotado de una única rama situado en la cara inferior del brazo anterior. En los Cincta el ambulacro se ha desdoblado en dos ramas laterales de diferente tamaño que descansan sobre la superficie corporal a ambos lados de la boca. En Ctenocystoideos ambas ramas son similares en tamaño, forma y disposición, alcanzando una marcada bilateralidad. En Helicoplacoideos aparece una tercera rama anterior; sin embargo, en estos organismos, la simetría tríplica aparece enmascarada con un plan corporal



Coleicarpus sprinklei

helicoidal autapomórfico (DOMÍNGUEZ en prensa). La simetría pentámera aparece posteriormente en dos fases sucesivas: primero se produce un desdoblamiento de las ramas ambulacrales laterales (el patrón 2-1-2, típico de Cystoideos y Edrioasteroideos); en segundo lugar, se produce la separación de esas ramas bifurcadas apareciendo un patrón netamente pentámero. El proceso de adquisición de simetría pentámera es concomitante a la adquisición de un cuerpo discoidal y una reorientación de los orificios corporales hacia la cara superior del animal. La posición de estas estructuras mantiene patente el patrón

bilateral primitivo en el grupo. Debemos destacar igualmente que el patrón radial pentámero se ha modificado en diversas ocasiones en favor de patrones bilaterales particulares, como ejemplo encontramos los erizos irregulares, diversos clados de Crinoideos (como por ejemplo Calceocrinidos e Hybocrinidos entre otros) y Holoturias. En estas últimas la bilateralidad está relacionada con el recostamiento sobre el sustrato sobre uno de sus flancos, mientras que en equinoideos irregulares lo está con una polarización motriz.

En este contexto destaca la posición filogenética propuesta para Cincta y Ctenocystoideos, los equinodermos más primitivos que situamos en la base del linaje que daría lugar a todos los equinodermos con simetría radial pentámera que es uno de los caracteres que definen con más propiedad a los representantes actuales del filum Echinodermata. El estudio de estos organismos que poblaron los mares de edad Cámbrico, y especialmente el de los Ctenocystoideos, es, como ya hemos expresado anteriormente, el objeto del presente trabajo.

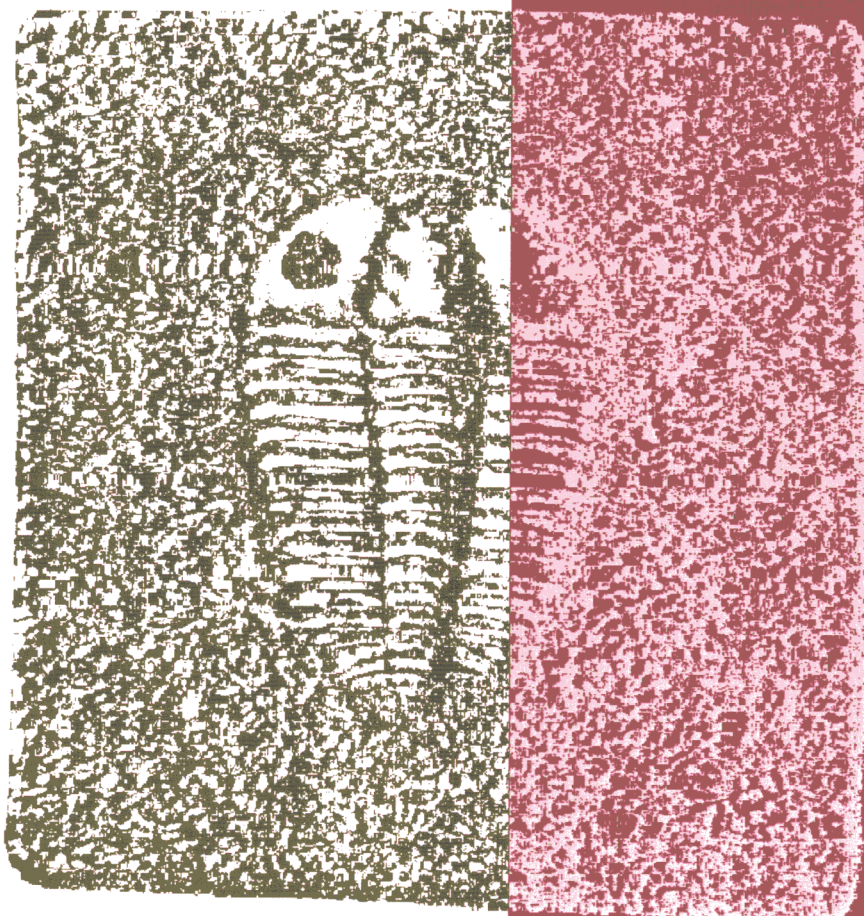
3

Antecedentes



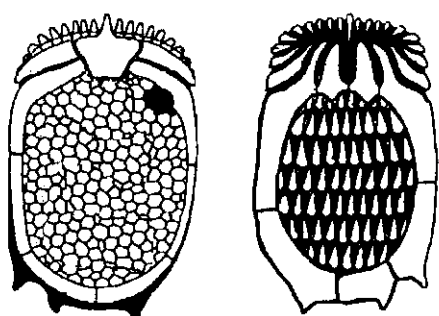
SYSTÈME SILURIEN
du
CENTRE DE LA BOHÈME

JOACH M. BARRANDE
I. Partie: Recherches Paléontologiques.



Historia del descubrimiento de los Ctenocystoideos

Los Ctenocystoideos fueron dados a conocer a la comunidad científica en el foro de la revista *Science* en 1969, donde Robison y Sprinkle comunican el hallazgo de los carpoideos más antiguos conocidos hasta aquel entonces. Se trata de una nueva especie con características estructurales lo suficientemente diferentes de las encontradas en los otros carpoideos como para garantizar con una única especie la creación de una nueva Clase ("...is sufficiently different to warrant erection of a new class,..." ROBISON y SPRINKLE



Ctenocystis utahensis, redibujado de ROBISON y SPRINKLE 1969.

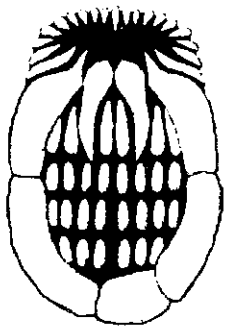
1969). La descripción se basa en el estudio de varios cientos de ejemplares, todos correspondientes a una misma especie (*Ctenocystis utahensis* Robison y Sprinkle, 1969), procedentes de tres localidades diferentes de la Spence Shale (parte inferior del Cámbrico Medio) en Utah, (EE.UU.). Los caracteres más significativos de este nuevo Carpoideo son: ausencia de

"pedúnculo" ("peduncular organ"), simetría casi bilateral, esqueleto horizontal aplanado y un aparato oral especializado; todo ello indicativo de un animal bentónico móvil; proponiendo para estos carpoideos un original sistema de locomoción por propulsión a chorro. El aparato oral de estos organismos es muy peculiar y según estos autores debió estar adaptado para la excavación, filtración o separación de nutrientes. Finalmente proponen la búsqueda de los ancestros de los Homalozos en rocas de edad Cámbrico inferior ("Early Cambrian"). Esta información quedará recogida en el *Treatise of Paleontology* en un apéndice del tomo correspondiente a crinoideos (Tomo T, "Addendum to Subphylum Homalozoa, Ctenocystoids" pag. T998) pues el correspondiente a Carpoideos (Tomo S) fue editado en 1967 (UBAGHS 1967; CASTER 1967); en este trabajo se propone la Familia Ctenocystidae (SPRINKLE y ROBISON 1978) y se figura una replica en látex de una pequeña laja de pizarra con unos 36 especímenes. Con posterioridad esta especie será figurada y tratada en diversas obras de carácter general y de texto. GUNTHER y GUNTHER 1981

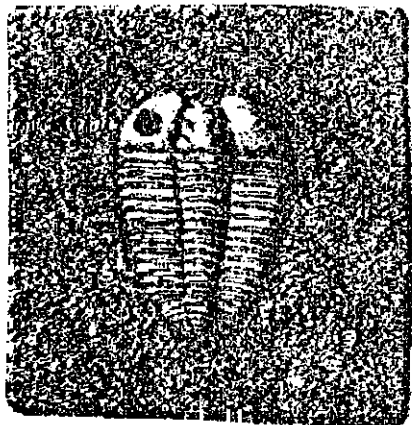
figurarán nuevos ejemplares en un artículo de carácter general, así como A. B. Smith en el *Atlas of Invertebrate macrofossils* (SMITH 1985, pl. 7.1.7 A, B y C).

En 1975, Ubaghs publica un análisis del estado de conocimiento existente hasta el momento sobre equinodermos paleozoicos ("Early paleozoic echinoderms", UBAGHS 1975); se basa en los datos de ROBISON y SPRINKLE 1969 al describir los Ctenocystoideos, destacando la gran tendencia hacia la bilateralidad de estos animales que continúan siendo asimétricos tal y como muestran ciertas estructuras: diferencias en la forma y tamaño de ciertas placas marginales, desarrollo diferencial de las espinas del margen posterior y la presencia de una abertura por detrás y a la derecha de la boca. Destaca así mismo la ausencia de pedúnculo y apéndices braquiales (¿aulacóforo?), encuentra similitudes con los Estilóforos (Cornuta+Mitrata) y considera prudente no incluirlos en la misma clase dadas las marcadas diferencias existentes entre ambos grupos.

La Clase Ctenocystoidea permaneció monoespecífica hasta el año 1985; en el cual dos equipos de investigación independientes comunican por separado el hallazgo de nuevos ejemplares que corresponden a dos nuevas especies: *Etoctenocystis bohemica* Fatka y Kordule, 1985 procedente de Bohemia y *Ctenocystis jagoi* Jell, Burret y Banks 1985 de Tasmania; ambos equipos comparan sus



Etoctenocystis bohemica, redibujado de FATKA y KORDULE 1985



Osículos de *Etoctenocystis bohemica* rodeando a un trilobites. BARRANDE, lám. 2, fig.32

ejemplares con *Ctenocystis utahensis* Robison y Sprinkle,

1969, el único Ctenocystoideo conocido hasta entonces. FATKA y KORDULE 1985 estudian más de 300 especímenes procedentes de la Zona con *Paradoxides gracilis* de la Formación Jince (parte media del Cámbrico Medio); es de destacar la presencia de osículos intercalados entre los dos marcos de placas marginales e interpretan estos animales como micrófagos

suspensívoros del nivel trófico mas bajo (en el sentido de altura y no del energético ("*lower-level microtrophic suspension feeder*") y confirman el método de propulsión postulado por Robison y Sprinkle (R. y S. 1969 y S. y R.1978). Por otro lado identifican en una figura de Barrande unos osículos aislados de *Etoctenocystis bohémica* atribuidos a *Acanthocystites briareus*, un eocrinoide eocrínido (BARRANDE 1887, lám. 2, fig. 31 y 32, la masa punteada que rodea al trilobites son osículos aislados de estos carpoideos).

Por su parte, JELL, BURRET y BANKS 1985 describen *Ctenocystis jagoi* en el seno de un artículo cuyo objeto era dar a conocer los nuevos hallazgos de equinodermos del Paleozoico Inferior australiano; hasta ese momento tan sólo se habían descrito en este continente una especie cámbrica (*Cyclocystoides primotica* Henderson y Shergood 1971 (= *Edriodiscus primoticus* (H. y S.,1971)) y dos ordovícicas (*Cheirocrinus merrillesi* Brown 1964 y *Astrocystites distans* Webby



Ctenocystis jagoi, silueteado de JELL *et al.*, 1985, fig. 10. E.

1968); duplican el número de especies australianas descritas y describen nuevo material en nomenclatura abierta. Estos autores describen *Ctenocystis jagoi* como un componente raro del Cateena Group (parte media del Cámbrico medio) en el Norte de Tasmania, del que sólo han encontrado cinco ejemplares parcialmente desarticulados; la descripción del material la realizan en aquellos puntos en que difieren de *Ctenocystis utahensis* y concluyen comentando que se puede aportar muy poco a la descripción del género que hicieron ROBISON y SPRINKLE 1969.



Ctenocystis smithi, redibujado de Ubaghs 1987.

En 1987, G. Ubaghs describe una nueva especie (*Ctenocystis smithi*) procedente de la Montagne Noire (Sur de Francia) y descubierta por A. B. Smith, del Natural History Museum de Londres, a quien Ubaghs dedica el nombre de la especie (UBAGHS 1987). Se conocen ocho ejemplares (dos en la

coll. Vizcaíno y cinco en la Coll. Natural History Museum. En la descripción que Ubaghs hace de *C. smithi* destaca la rareza de los Ctenocystidos, la pequeña talla de la nueva especie y su mala conservación (los ejemplares están parcialmente desarticulados) lo que hace difícil su estudio en detalle; destaca las diferencias existentes entre algunos osículos de la cara inferior, así como detalles no descritos en *C. utahensis* y concluye con la comparación de esta especie con las ya descritas.

Asimismo en 1987, Jefferies, Lewis y Donovan en un trabajo donde describen y reconstruyen *Protocystites menevensis* Hicks, 1872 (Chordata Cornuta) citan la presencia de *Ctenocystis*, destacando el interés de estos fósiles al tratarse de la única cita de este grupo para Gran Bretaña ("*The record of Ctenocystis sp. is of interest as being the only known occurrence of the genus in Britain*" JEFFERIES *et al.* 1987, p. 438). Este material fue recogido en diferentes momentos por Jefferies, Lewis, Paul y otros en 1983 y 1984 y su estudio y reconstrucción se efectúa en el presente trabajo de Tesis Doctoral (*Pembrocystis gallica* nov. gen. nov. sp.).

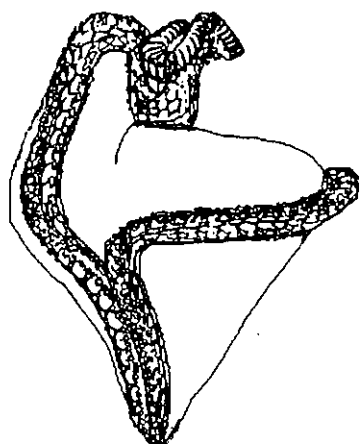


Ctenocystis colodon,
silueteado de una
fotografía del holotipo
(fot. P. Domínguez)

En 1988, Ubaghs y Robison describen *Ctenocystis colodon* procedente de la Wheeler Formation; se trata de una especie muy similar a *C. utahensis* de la que se diferencia por diversos detalles anatómicos (UBAGHS y ROBISON 1988). En el mismo trabajo, describen el Soluta *Castericystis? sprinklei* procedente de los mismos niveles; crean el Orden Ctenocystida para "completar la jerarquía taxonómica a la que las distintas especies de Ctenocystidos están asignadas" ("*This taxon is established to complete the taxonomic hierarchy to which described ctenocystoid species are assigned.*" UBAGHS y ROBISON 1988, p. 4); así mismo comentan el "modesto rango estratigráfico" de los Ctenocystidos y que es de esperar el descubrimiento de nuevos representantes.

PARSLEY 1991 cita Ctenocystoideos procedentes del Norte de África

(com. oral de Sprinkle 1985 in Parsley 1991) en una enumeración de las áreas geográficas donde se han encontrado fósiles de Ctenocystoideos; sin embargo, James Sprinkle (comunicación personal, 24 enero 1997) desconoce la existencia de Ctenocystoideos, “quizás se trató de un equívoco y se refería a alguna de las apariciones de Ctenocystoideos en el norte de Gondwana (Rep. Checa?, Francia?)”. Consultado R. Parsley (comunicación personal, 9 septiembre 1998) lo reconoce como un error.



Reconstrucción quimérica de *Jugoszovia archaeocyathoides*, redibujado de DZIK y ORŁOWSKI 1995, fig.3.E.

Un nuevo Ctenocystoideo procedente del Cámbrico Medio de Polonia es descrito por DZIK Y ORŁOWSKI 1995. Se trata de *Jugoszovia archaeocyathoides*, un Ctenocystoideo muy diferente de los demás ctenocystoideos previamente descritos que desde los hallazgos de sus primeros fósiles fue interpretado erróneamente de forma sucesiva. Los fósiles de *Jugoszovia* fueron interpretados anteriormente por ORŁOWSKI 1959 y 1964 como diferentes especies de Arqueociatos al confundir el aparato ctenidial

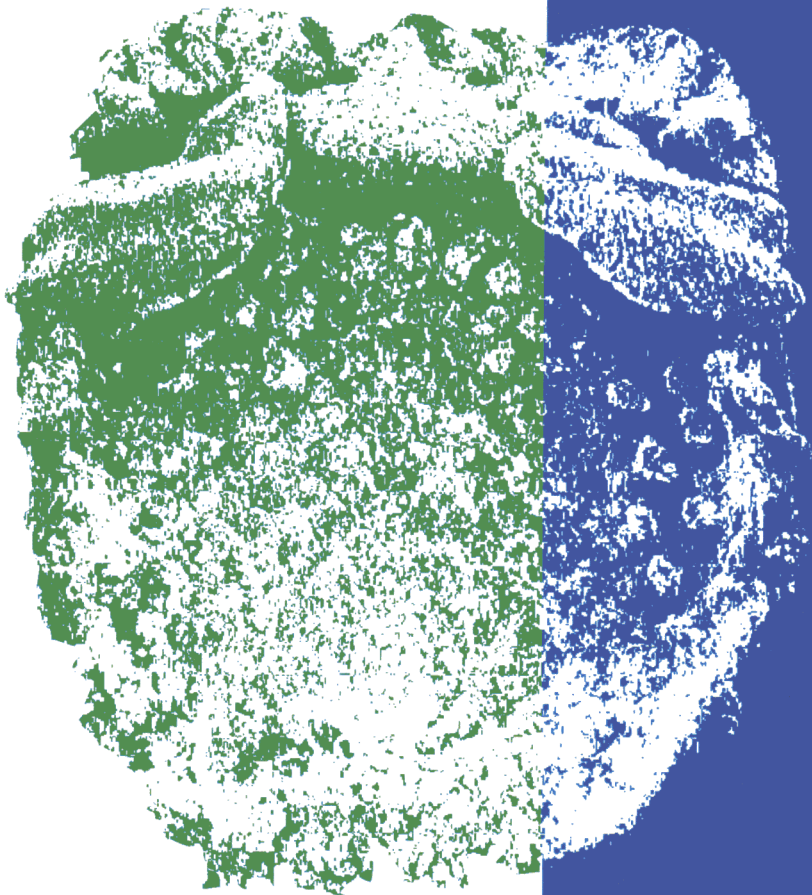
propio de los Ctenocystoideos con la muralla de los Arqueociatos. En 1969, A. R. Palmer en comunicación personal a James Sprinkle (SPRINKLE 1973, p. 111), llama la atención acerca de la sospecha de que algunos de los fragmentos de Arqueociatos descritos por Orłowski fueran cálices de equinodermos. J. Sprinkle estudia algunas de las réplicas de la colección Palmer y encuentra en algunos ejemplares ciertas similitudes con la teca de *Kinzericystis*, si bien otros ejemplares tienen cierto parecido con los recientemente descritos Ctenocystoideos (ROBISON y SPRINKLE, 1969). Diferentes autores que conocieron versiones preliminares (manuscritos) de DZIK Y ORŁOWSKI 1995 artículo o material fósil de *Jugoszovia archaeocyathoides* DZIK Y ORŁOWSKI, 1995 coinciden en señalar la interpretación errónea de este animal (J. Sprinkle, comunicación personal, 24 enero 1997; A. B. Smith, comunicación personal abril 1995 y R. P. S. Jefferies

comunicación personal abril 1995 y posteriores; DOMÍNGUEZ en prensa) ya que describen un animal quimérico similar a un Edrioasteroideo con una trompa con un órgano ctenoidal distal. Se trata simplemente de fósiles de *Jugoszovia* superpuestos a un Stromatocystitido que necesita descripción.

En el presente trabajo de Tesis Doctoral se revisa el conjunto de todas las especies descritas con anterioridad así como cuatro nuevas especies, para lo cual se ha estudiado: el material tipo y abundante material no tipo de *Ct. utahensis*; todos los ejemplares conocidos de *Ct. colodon* y *Ct. smithi* (las series tipo de ambas especies); ejemplares fósiles de *E. bohémica* y *J. archaeacyathoides*, así como todos los ejemplares conocidos de *Pembrocystis gallica* nov. gen. nov. sp. , *Conollia staffordi* nov. gen. nov. sp. , *Gilcidia viviannae* nov. gen. nov. sp. y *Courtessolea moncereti* nov. gen. nov. sp. Lamentablemente, no se ha tenido acceso al material fósil de *Ct. jagoi* (los cinco únicos ejemplares conocidos que integran la serie tipo se encuentran depositados en instituciones australianas). Por fortuna para el presente estudio monográfico, JELL, BURRET y BANKS 1985 figuraron replicas del holotipo en dos fases sucesivas de preparación; con estas figuras y modificando su escala y orientación hemos podido preparar un par estereoscópico con el que se ha podido reconstruir esta especie.

4

Material estudiado



MATERIAL ESTUDIADO

Índice del Capítulo 4

CENTROS, INSTITUCIONES Y COLECCIONES QUE TIENEN DEPOSITADOS O REFERENCIADOS EJEMPLARES DE CTENOCYSTOIDEOS

- 1.- NATURAL HISTORY MUSEUM , Londres
- 2.- MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE, París (Colección Daniel Vizcaíno, Carcassonne).
- 3.- GEOLOGICAL SURVEY, Praga.
- 4.- NARODNI MUZEUM V PRAZE, Praga.
- 5.- MUSEUM OF THE DEPARTMENT OF GEOLOGY, UNIVERSITY OF TASMANIA. Australia.
- 6.- MUSEUM OF VICTORIA, PALAEONTOLOGICAL COLLECTION. Australia.
- 7.- U.S. NATIONAL MUSEUM OF NATURAL HISTORY (SMITHSONIAN INSTITUTION), Washington D. C.
- 8.- DEPARTMENT OF GEOLOGICAL AND GEOPHYSICAL SCIENCES, UNIVERSITY OF UTAH.
- 9.- MUSEUM OF COMPARATIVE ZOOLOGY, HARVARD UNIVERSITY, CAMBRIDGE.

MATERIAL ESTUDIADO DE CTENOCYSTOIDEOS

Courtessolea moncereti nov. gen. nov. sp.
Jugoszovia archaeocyathoides Dzik y Orłowski, 1995
Conollia staffordi nov. gen. nov. sp.
Pembrocystis gallica gen. nov. sp. nov.
Etectenocystis bohémica Fatka y Kordule, 1985
Etectenocystis bohémica Fatka y Kordule, 1985
Gilcidia smithi (Ubaghs, 1987) com. nov.
Ctenocystis utahensis Robison y Sprinkle, 1969
Ctenocystis colodon Ubaghs y Robison, 1988

MATERIAL CONOCIDO DE CTENOCYSTOIDEOS

***Jugoszovia archaeocyathoides* Dzik y Orłowski, 1995**

***Etoctenocystis bohémica* Fatka y Kordule, 1985**

***Gilcidia jagoi* (Jell, Burret y Banks, 1985) com. nov.**

***Ctenocystis utahensis* Robison y Sprinkle, 1969**

**CENTROS, INSTITUCIONES Y COLECCIONES QUE TIENEN DEPOSITADOS O
REFERENCIADOS EJEMPLARES DE CTENOCYSTOIDEOS**

1.- NATURAL HISTORY MUSEUM , Londres

Depósito de todos los ejemplares conocidos de *Pembrocystis gallica* nov. gen. nov. sp., recolectados en campañas sucesivas por M. J. Lewis y R. P. S. Jefferies.

Depósito de todos los ejemplares conocidos de *Conollia staffordi* nov. gen. nov. sp., colectados y donados en dos envíos sucesivos por C. Conolly en 1995.

Depósito de paratipos de *Gilcidia smithi* (Ubaghs 1987) com. nov. recolectados por A. B. Smith.

Depósito de Ejemplares y réplicas en silicona (col. Gunther y Gunther, Utah) de *Ctenocystis utahensis* Robison y Sprinkle, 1969.

Ejemplares en préstamo a R. P. S. Jefferies (col. Urbanek) de *Jugoszovia archaeocyathoides* Dzik y Orlowski, 1995.

Con todo ello resulta ser la mejor colección existente de Ctenocystoideos.

2.- MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE, París (Colección Daniel Vizcaíno, Carcassonne)

Depósito del holotipo y un paratipo de *Gilcidia smithi* (Ubaghs 1987) comb. nov. colectados por D. Vizcaino.

Depósito del holotipo y único ejemplar conocido de *Courtessolea moncereti* nov. gen. nov. sp. Este ejemplar fue recolectado por el matrimonio Monceret, a quienes se les dedica el epíteto específico.

Ejemplares de *Etoctenocystis bohémica* Fatka y Kordule, 1985.

3.- GEOLOGICAL SURVEY, Praga.

Depósito de la serie tipo de *Etoctenocystis bohémica* Fatka y Kordule, 1985. Este material no ha podido ser consultado.

4.- NARODNI MUZEUM V PRAZE, Praga.

Depósito de la colección Barrande (1799-1883) entre los que Fatka y Kordule (1985) identificaron ejemplares disgregados de *Etoctenocystis bohémica* Fatka y Kordule, 1985 en dos muestras de esta colección (figs. en BARRANDE 1887). Aunque el autor (P. Domínguez, 1992) estudió los ejemplares originales (serie tipo) de *Trochocystites bohemicus* BARRANDE, 1887 no tuvo ocasión de estudiar las muestras de "*Acanthocystites briareus* Barrande, 1887" (Barrande 1887, lám. 2 figs. 31 y 32).

5.- MUSEUM OF THE DEPARTMENT OF GEOLOGY, UNIVERSITY OF TASMANIA.
Australia

Depósito del holotipo de *Gilcidia jagoi* (Jell, Burret y Banks, 1985) com. nov. Este material no ha podido ser consultado.

6.- MUSEUM OF VICTORIA, PALAEONTOLOGICAL COLLECTION. Australia.

Depósito de los paratipos de *Gilcidia jagoi* (Jell, Burret y Banks, 1985) com. nov. Este material no ha podido ser consultado.

7.- U.S. NATIONAL MUSEUM OF NATURAL HISTORY (SMITHSONIAN INSTITUTION),
Washington D. C.

Destino final de la Serie tipo de *Ctenocystis utahensis* Robison y Sprinkle, 1969 originalmente depositada en el Department of Geological and Geophysical Sciences, University of Utah. Poco despues de su publicación en *Science* (ROBISON y SPRINKLE, 1969), Robison (Universidad de Utah) envió la serie tipo a J. Sprinkle, quien estaba por entonces en el USGS en Denver (Colorado) y desde 1971 en Austin (Texas) para realizar un estudio ampliado de esta especie (SPRINKLE y ROBISON, 1978). Con motivo de la visita del autor (P. Domínguez, 1997) al Department of Paleobiology del National Museum of Natural History, (Smithsonian Institution), J. Sprinkle realizó el depósito definitivo de la serie tipo en esta Institución a la que pertenecian desde 1969. Adicionalmente, la contraparte de uno de los paratipos que fue encontrada por J. Sprinkle en 1973 tambien fue remitida en este envio. Con posterioridad a la descripción de la especie la colección de *Ctenocystis utahensis* fue ampliada con nuevas incorporaciones por donación y compra. Así destacan las aportaciones de Gunther y Gunther de Utah quienes incorporaron a las colecciones el resto de las muestras depositadas en esta institución.

Deposito final de la serie tipo y únicos ejemplares conocidos de *Ctenocystis colodon* Ubaghs y Robison, 1988.

8.- DEPARTMENT OF GEOLOGICAL AND GEOPHYSICAL SCIENCES, UNIVERSITY OF
UTAH.

Deposito original de la serie tipo de *Ctenocystis utahensis* Robison y Sprinkle, 1969 finalmente depositados en el U.S. National Museum of Natural History , Smithsonian Institution, Washington D. C. (ver punto 7).

9.- MUSEUM OF COMPARATIVE ZOOLOGY, HARVARD UNIVERSITY, CAMBRIDGE.

Ejemplares de *Ctenocystis utahensis* Robison y Sprinkle, 1969.

MATERIAL ESTUDIADO DE CTENOCYSTOIDEOS

***Courtessolea moncereti* nov. gen. nov. sp.**

Colección Daniel Vizcaíno, Museum d'Histoire Naturelle de París. Leg. E y C. Monceret. Número de catálogo IPM-B 49102.

***Jugoszovia archaeocyathoides* Dzik y Orlowski, 1995**

Se han estudiado un total de # ejemplares colectados por Urbanek en la localidad tipo, en prestamo a R. P. S. Jefferies en el Natural History Museum de Londres, sin número de catalogo.

***Conollia staffordi* nov. gen. nov. sp.**

Se ha estudiado la totalidad de los ejemplares conocidos de esta especie, todos ellos depositados en la Colección de Paleontología del Natural History Museum de Londres.

Muestras número:

HOLOTIPO: EE 5916

PARATIPOS: EE 5903, EE 5904, EE 5905, EE 5906, EE 5907, EE 5908, EE 5909a, EE 5909b, EE 5910, EE 5911, EE 5912, EE 5913, EE 5914, EE 5915, EE 5917, EE 5918, EE 5919, EE 5920, EE 5921, EE 5922, EE 5923, EE 5924, EE 5925, EE 5926, EE 5927, EE 5928a , EE 5928b, EE 5929a, EE 5929b, EE 5930, EE 5931, EE 5932 y EE 5933.

***Pembrocystis gallica* gen. nov. sp. nov.**

Se ha estudiado la totalidad de los ejemplares conocidos de esta especie, todos ellos depositados en la Colección de Paleontología del Natural History Museum de Londres.

Muestras número:

HOLOTIPO: E62936 a ("cara ventral"). E62936 b ("cara dorsal")

PARATIPOS: E62935a, E62935b, E62936a, E62936b, E62940a, E62940b, E62946, E62947a, E62947b, E62948a, E62948b, E62949a, E62949b, E62949c, E62951a, E62951b, E62953a, E62953b, E62988, E62989, E62990a, E62990b, E62991a, E62991b, E62991c, E62992a, E62992b, E62993a, E62993b, E62994a, E62994b, E62995a, E62995b, E62996a, E62996b, E62997a, E62997b, E62998a, E62998b, E62999a, E62999b, E63000a, E63000b, E63001a, E63001b, E63002a, E63002b, E63003a, E63003b, E63005a, E63005b, E63045a, E63045b, E63045c.

OTRO MATERIAL ESTUDIADO: E62922a, E62922b, E62967a, E62967b, E63004a, E63004b.

***Etectenocystis bohémica* Fatka y Kordule, 1985**

EJEMPLARES ESTUDIADOS: Colección Daniel Vizcaíno, número de catálogo VCB 88 a y b, Museum d'Histoire Naturelle de París. Una muestra con una veintena de ejemplares, todos ellos situados en una única muestra de mado dividida en parte y contraparte. El plano de fractura coincide con el plano de estratificación donde se sitúan casi todos los ejemplares.

***Gilcidia smithi* (Ubaghs, 1987) com. nov.**

Se ha estudiado la totalidad de los ejemplares conocidos de esta especie y que son los que a continuación se detallan:

HOLOTIPO: V238 a, V238b Colección Daniel Vizcaíno. Museum d'Histoire Naturelle de París

PARATIPOS: Department of Palaeontology British Museum (Natural History), Londres, ejemplares número E63227, E63228, E63229, E63230a y b, E63231, Leg. Andrew B. Smith [*Los ejemplares E63228, E63230a y b dados en UBAGHS 1987 como material adicional de Ctenocystis smithi, no corresponden a esta especie y el ejemplar E 63229 no reúne caracteres diagnosticos suficientes como para poder identificarlo como Ctenocystoideo ni como Cornuta aunque sin lugar a dudas se trata de un fósil de un carpoideo*].

Colección Daniel Vizcaíno, Museum d'Histoire Naturelle de París, ejemplar número V279.

***Ctenocystis utahensis* Robison y Sprinkle, 1969**

Se ha estudiado la totalidad de los ejemplares depositados en la Colección de Paleontología del Natural History Museum de Londres y en el Department of Paleobiology del National Museum of Natural History (Smithsonian Institution) de Washington D. C. Lo que incluye a la serie tipo.

HOLOTIPO: USNM163252.

PARATIPOS: en ROBISON Y SPRINKLE 1969 fueron explícitamente designados los especímenes USNM163253, USNM163254, USNM163255, USNM163256, USNM16327; sin existir designación explícita de los demás especímenes existentes en la misma muestra de mano (ver nota acerca de las muestras depositadas originalmente en la Universidad de Utah).

MATERIAL ADICIONAL:

NHM: E29573, E63509, E63510, E63511, E63512, E29574, E29575.

USNM: abundante material registrado pero no signado, varias lajas de gran tamaño con más de cincuenta ejemplares cada una así

como abundantes muestras con grupos reducidos de ejemplares.

Cambio de Siglas:

Universidad de Utah: las muestras UU-100, UU-101 y 102; encuentran actualmente depositadas en el U. S. National Museum of Natural History (Smithsonian Institution), Washington D.C. se trata de muestras de campo que contienen varios ejemplares entre los cuales se encuentra la serie tipo.

***Ctenocystis colodon* Ubaghs y Robison, 1988**

Se ha estudiado la totalidad de los ejemplares conocidos y que forman la serie tipo, se encuentran depositados en el National Museum of Natural History (Smithsonian Institution) de Washington, D.C. (EE.UU.) y que son los que a continuación se detallan:

HOLOTIPO: USNM 423874

PARATIPOS: USNM 432872, USNM 432873 y USNM 432875 a-j (número colectivo para un grupo de láminas con varios ejemplares).

MATERIAL CONOCIDO DE CTENOCYSTOIDEOS

***Jugoszovia archaeocyathoides* Dzik y Orłowski, 1995**

HOLOTIPO: UWWG 2.2908 depositados en el Departamento de Geología de la Universidad de Varsovia (Polonia).

PARATIPOS: Existen al menos otras 116 muestras (paratipos) depositadas en la misma institución (Dzik y Orłowski, 1995), entre los cuales estos autores citan:

UWWG 2.2418, UWWG 2.2419, UWWG 2.2780, UWWG 2.2803, UWWG 2.2804, UWWG 2.2843, UWWG 2.2844, UWWG 2.2886, UWWG 2.2896, UWWG 2.2908, UWWG 2.2909, UWWG 2.2912, UWWG 2.2913, UWWG 2.2914, UWWG 2.2915, UWWG 2.2917, UWWG 2.2918, UWWG 2.2919 (*non* UWWG 2.2424; *non* UWWG 2.2425)

***Etoctenocystis bohémica* Fatka y Kordule, 1985**

HOLOTIPO: ejemplar OF 002, depositado en las Colecciones del Geological Survey (Rep. Checa), Praga.

PARATIPOS: FATKA y KORDULE 1985 figuran OF 003, OF 004, OF 005 y Of 006; este último con, al menos, diez ejemplares. Estos autores citan la existencia de otros 300 ejemplares (Fatka y Kordule, 1985)

Otro material conocido: Narodni Muzeum, Praga. Ejemplares figurados por BARRANDE 1887.

Gilcidia jagoi* (Jell, Burret y Banks, 1985) *com. nov.

HOLOTIPO: UTGD 122594, Museum of the Department of Geology, University of Tasmania. [JELL, BURRET y BANKS 1985 figuran este ejemplar en dos fases sucesivas

de preparación, con estas figuras hemos podido preparar un par estereoscópico con el que poder estudiar con propiedad este material al que no hemos tenido acceso directo]

PARATIPOS: NHVP 107073, NHVP 107075, NHVP 107076 depositados en el Museum of Victoria, Paleontological Collection.

***Gilcidia viviannae* gen. nov. sp. nov.**

HOLOTIPO: PMU Dm16, Museum of Dept. Of Historical Geology and Palaeontology. Institute of Earth Sciences, Uppsala University, Suecia.
Leg. Vivianne Berg-Madsen, prep. V. B.-M. y Monica Martí Mus

***Ctenocystis utahensis* Robison y Sprinkle, 1969**

Museo de Zoología Comparada de la Universidad de Harvard (MCZ 605),
varios especímenes.

5

Anatomía



ANATOMÍA

Índice del Capítulo 5

PROCESO DE RECONSTRUCCIÓN DEL ESQUELETO

- Identificación de osículos
- Comparación entre los ejemplares
- Reescalado de los ejemplares (normalización).
- Montaje previo
- Montaje final

NOMENCLÁTOR TOPOGRÁFICO EMPLEADO EN CTENOCYSTOIDEOS

- Antecedentes
- Propuesta de nomenclatura para los elementos esqueléticos
- Explicación del nomenclátor
- Nomenclátor topográfico

ANATOMÍA TOPOGRÁFICA DEL ESQUELETO DE LOS CTENOCYSTOIDEOS

DIZONIDA

INTRODUCCIÓN

APARATO CTENIDIAL

Placa SOC

Osículos SOI y SOD

Placas ctenidiales

SISTEMA MARGINAL

MARCO INFERIOR S. L.

Rastrellum

Marco inferior s. s.

MARCO SUPERIOR

Placas SFD y SFI

Placas SLD y SLI

Placas SPD y SPI

TEGUMENTOS DORSAL Y VENTRAL

SIFÓN

ARTICULACIONES

- 1. Articulaciones intramarginales laterales*
- 2. Articulaciones marginales dorso-ventrales*
- 3. Articulación IPI-ILI y posteriores mediales*
- 4. Articulación posterior del marco inferior (IPI-IPD)*
- 5. Articulación de las placas ctenidiales*
- 6. Articulacion posterior de las placas SOD y SOI*

ANATOMÍA TOPOGRÁFICA DEL ESQUELETO EN OTROS PLANES

MORFOLÓGICOS

MONOZONIDA

APARATO CTENIDIAL

SOC, SOD y SOI

Placas ctenidiales

Rastrellum

CUERPO

Sistema marginal

Tegumentos dorsal y ventral

Sifón

PLEUROZONIDA

APARATO CTENIDIAL

SOC, SOD y SOI

Placas ctenidiales

Rastrellum

CUERPO

Sistema marginal

Tegumentos dorsal y ventral

Sifón

AZONIDA

APARATO CTENIDIAL

Placa SOC

Placas ctenidiales

CUERPO

Tegumento

Sifón

ESPLACNOLOGÍA

INTRODUCCIÓN

INDICIOS ACERCA DE LA ANATOMÍA INTERNA

***Indicios acerca de la anatomía interna visibles externamente
(orificios corporales)***

1.- boca

2.- Hidroporo-gonoporo?

3.- Cono posterior (sifón)-foramen sifonal

Indicios acerca de la anatomía interna visibles internamente

1.- septo transversal

2.- Resaltes longitudinales en la cara interna de SLI, SLD.

3.- Borde superior del ángulo anterior interno de las placas IFI-IFD

4.- Escotadura inferior de la placa SFD

5.- Depresiones longitudinales en las placas IFD e IFI

INTERPRETACIÓN ANATÓMICA DE LOS DIZONIDA

PROCESO DE RECONSTRUCCIÓN DEL ESQUELETO

El estudio de las especies de Ctenocystoideos comienza por el proceso de reconstrucción de las diferentes especies. Así obtendremos un modelo tridimensional que será la base o punto de partida de otros estudios tales como comportamiento hidrodinámico, taxonomía y filogenia.

1.- Identificación de osículos

En una primera fase procederemos con un estudio tafonómico inicial con especial énfasis en los aspectos de deformación de los elementos conservados de cada espécimen, así como las trayectorias relativas seguidas por las diferentes porciones corporales durante los procesos *post mortem* de desarticulación del esqueleto. El objetivo final de esta fase es la identificación (positiva o por exclusión) de los diferentes elementos esqueléticos así como su forma real. Este proceso se efectuará para cada una de los especímenes estudiados.

Con esta información elaboraremos un catálogo base de los osículos identificados positivamente. Estos osículos son dibujados en seis normas (dorsal, ventral, derecha, izquierda, anterior y posterior) atendiendo en la medida de lo posible a la presunta posición original del osículo en el animal. El caso más frecuente es que tan sólo algunas de estas normas estén disponibles o sean observables en un ejemplar concreto.

Algunos osículos presentan una estructura característica y son fáciles de reconocer. Una vez identificados estos procederemos a identificar los demás osículos de acuerdo con su posición con respecto a los ya identificados. En este punto, deberemos reconstruir los desplazamientos relativos que los osículos describieron durante los procesos de desarticulación esquelética posteriores a la muerte del animal. En ocasiones los desplazamientos son de pequeño recorrido y se corresponden más que a desplazamientos relativos, a rotaciones parciales. En este caso la identificación de los osículos es trivial,

pero el problema lo encontramos en aquellos casos en los que se han producido desplazamientos yuxtapuestos según diferentes direcciones acompañados de rotación e incluso pérdida de parte del esqueleto.

En los casos más complejos esbozaremos un croquis de la posición final de los osículos observables. En el caso de disponer de parte y contraparte, ambos croquis se superpondrán para disponer de una información tridimensional con respecto al plano de fractura de la muestra, diferenciando ambas partes mediante el empleo de diferente trazado (por ejemplo línea gruesa para la parte y fina para la contraparte, así obtendremos un aspecto tridimensional al alejar ópticamente la contraparte). Se reservaran líneas de trazos para completar las partes perdidas o no observables directamente. Ante este croquis general de la muestra esbozaremos mediante flechas de trazado curvo las trayectorias relativas de los osículos identificados. Se emplearán flechas en forma de cinta, que darán un aspecto tridimensional, de manera que los desplazamientos y rotaciones identificados para cada osículo sean fácilmente visibles. Todo este proceso se efectuará con respecto a puntos fijos de referencia, bien arbitrarios o bien respecto a aquellas partes más conservativas.

Considerando este esquema bidimensional como punto de partida se preparará una reconstrucción tridimensional base mediante modelos de los elementos esqueléticos en su posición original. Para ello, la estructura estudiada se plasmará en bloques diagrama. En aquellos casos de difícil comprensión nos auxiliaremos con masillas plásticas para crear modelos tridimensionales que faciliten la interpretación de la estructura estudiada. Para este bloque diagrama base emplearemos, en primera instancia un modelo estándar de algunas especies ya conocidas con suficiencia. En nuestro caso, al existir ejemplares de *Ctenocystis utahensis* con deformación y desplazamientos de los osículos prácticamente nulos y cuya reconstrucción resultó ser fácil, emplearemos a esta especie como modelo base a partir del cual elaboraremos en una primera aproximación las reconstrucciones de las demás especies. En este modelo base de *Ctenocystis utahensis* situaremos

las flechas dibujadas previamente en el modelo bidimensional pero en sentido inverso, así podremos predecir la posición inicial de todos los osículos. Este proceso se repetirá para cada ejemplar estudiado, sustituyendo poco a poco el modelo base por la representación de la especie estudiada.

Conocidos los desplazamientos de las zonas corporales de un espécimen podemos conocer la posición prevista para aquellos osículos aún no identificados. Buscaremos entre las zonas previstas aquellos osículos no identificados positivamente y efectuaremos así una identificación por exclusiones sucesivas. Cada vez que identifiquemos un osículo por exclusión añadiremos la información de su desplazamiento y rotación en el bloque diagrama. Reajustando el modelo general de desplazamientos de las partes en un proceso iterativo de tanteo y error. En ocasiones se obtendrán incongruencias que llevarán a la reconsideración de las identificaciones. El objetivo final de esta primera fase es la obtención de una base de datos gráfica de los osículos identificados para cada espécimen.

2.- Comparación entre los ejemplares

La siguiente fase de este estudio es la comparación entre los diferentes especímenes estudiados, buscando aquellos que presentan una información más completa acerca de la estructura tridimensional del esqueleto. El objetivo de esta fase es completar un modelo tridimensional de todos aquellos osículos existentes en el organismo vivo e integrarlos en el modelo tridimensional del esqueleto de éste. Para completar los objetivos de esta fase cruzaremos los datos obtenidos en la fase anterior.

En los *Ctenocystoideos* (Dizonida) hemos comprobado que existe un orden de prelación en la identificación de osículos pues existen unos osículos más característicos que otros que presentan menos elementos diagnósticos. Hemos comprobado que este orden es el siguiente (la descripción de estos elementos se realiza más adelante en este mismo capítulo):

- 1.- Marco inferior: IFI, IFD, IPI, IPD, ICI, ICD (estas últimas sin especificar. Marco superior: SFI, SFD. Sistema oral: SOC.
- 2.- Marco inferior: ILI. Marco superior: SLI, SLD
- 3.- Marco superior: SPD, SPI (y/o las subplacas en que se subdivide)
- 4.- Sistema oral: SOD, SOI, placa ctenidial externa.
- 5.- Placas ctenidiales.
- 6.- Osículos de los tegumentos infracentral y supracentral.

Los osículos más característicos son los que integran el sistema marginal, pero entre estos existe diferente grado de identificabilidad. En concreto la placa ILI puede ser confundida con placas SLI y SLD volteadas ya que todas ellas, en norma dorsal o ventral, tienen un contorno rectangular y una sección en "T". Otro problema es la identificación positiva de las placas ICI e ICD, ya que ambas placas son muy similares; esta aparente dificultad no es tan importante para el proceso de reconstrucción del organismo ya que se trata de placas muy similares entre sí, con una simetría casi bilateral y resultan ser en la práctica casi intercambiables.

La identificación de los osículos existentes en cada ejemplar permitió la elaboración del catalogo base de osículos identificados; su posterior comparación nos ha permitido obtener el catálogo de elementos esqueléticos disponibles, mediante el cual comprobamos todo lo completa que es la colección de osículos presentes en el conjunto de las muestras. Con este catálogo finalizado completamos esta fase.

3.- Reescalado de los ejemplares (normalización)

La función principal del catálogo de osículos disponibles es la unificación de ellos en un modelo que sintetice el esqueleto de la especie estudiada en el modelo teórico que es la reconstrucción de la especie. Una segunda utilidad es

evaluar la variación interindividual existente, bien sea con respecto a la estructura, forma e histología del osículo o bien respecto a las proporciones relativas entre ellos. Las variaciones interindividuales existentes para un osículo concreto son observables directamente a la vista del mencionado catálogo de osículos. Una vez identificadas las diferencias de tamaño deberemos ajustar las escalas en un proceso que denominaremos reescalado o normalización.

El reescalado es igualmente un proceso iterativo de tanteo y error ya que se basa en establecer unos parámetros de comparación a partir de los cuales se efectúa un cambio de escala. La incorrecta selección de estos parámetros conlleva a la necesidad de repetir el cambio de escala tomando como base otro parámetro, de manera que el proceso se efectúa mediante sucesivas aproximaciones. Existen aplicaciones informáticas para desarrollar este proceso de forma semiautomática, especialmente útiles cuando la cantidad de información es elevada y cuando se pueden establecer puntos morfométricos (*landmarks*) correlacionables entre los diferentes elementos estudiados. Destacan entre estas aplicaciones GRF-ND (*Generalized Rotational Fitting of n-dimensional landmark data*, SLICE 1994) que genera superposición según diferentes algoritmos. El principal problema que hemos encontrado para la utilización de estas herramientas es la dificultad de designar unívocamente puntos morfométricos en estructuras curvas, BOOKSTEIN 1991 (conocido como “libro naranja”) desarrolla diferentes procedimientos para la elección de puntos morfométricos. En algunos de los osículos, la aplicación de estas técnicas hubiera sido de gran ayuda al economizar tiempo de cálculo, pero en la mayoría hubiera entorpecido más que ayudado pues la digitalización de las placas habría requerido mucho más trabajo que otras técnicas más tradicionales. Por este motivo hemos preferido realizar los cálculos mediante técnicas clásicas de dibujo técnico. Entre estas técnicas destacan por la facilidad de su aplicación la construcción de triángulos homotéticos y las retículas homólogas (COINEAU 1987).

Como base para realizar el reescalado, emplearemos por lo común un

elemento esquelético fácilmente identificable y que se encuentre presente en un gran número de especímenes. Conocidas las diferencias de proporciones existentes entre dos especímenes para ese osículo base, reescalaremos el resto de los osículos. En aquellos casos en los que el osículo base no se encuentre disponible emplearemos algún otro de los osículos ya reescalados. Como resultado de este proceso obtendremos una colección de dibujos a escala normalizada con la que emprendaremos la siguiente fase del proceso de reconstrucción del esqueleto.

4.- Montaje previo

En el caso de los Ctenocystoideos, la porción del esqueleto más fácil de restaurar ha sido el marco inferior de placas marginales (incluyendo al *rastrellum*). El motivo reside en la existencia de facetas articulares anchas o bien definidas que impiden la rotación relativa entre los diferentes osículos gracias a un buen “ensamblaje”. En el caso del marco superior, encontramos articulaciones más “flexibles” que permiten un ensamblaje más laxo. Adicionalmente, la identificación positiva de los osículos en el marco inferior se efectúa en mayor grado que en el superior (ver punto 3). Por todo ello, la reconstrucción comenzará por la cara ventral del marco inferior. El método que ha resultado ser más versátil es el calco en papel vegetal de una serie completa de osículos reescalados. Desplazándolos sobre una hoja de papel blanco y fijándolos mediante cinta adhesiva iremos completando el marco inferior. Al hacerlo comprobaremos como algunos osículos encajan bien pero hay otros que necesitan ser reconsiderados ya que no permiten un buen ajuste entre las piezas. Estos osículos son reconsiderados en varios aspectos, el más inmediato es la reconsideración del cambio de escala empleado. En otros casos son las propias normas ortogonales las que deben ser reconsideradas por lo que el osículo debe ser redibujado y posteriormente reescalado. El proceso es de nuevo iterativo y concluye cuando el encaje entre las piezas esqueléticas consideradas se considera óptimo. En este punto se efectúa un calco de las posiciones de cada osículo que constituirá la norma ventral base

del modelo de la especie, debemos hacer notar que en este momento tan sólo disponemos de un croquis del marco marginal inferior.

A continuación procederemos con la reconstrucción del marco marginal superior. En esta ocasión tomaremos como base la reconstrucción del marco inferior que acabamos de preparar pero con una pequeña modificación: realizaremos un calco invertido. Para ello volveremos cara abajo el papel vegetal de la reconstrucción del marco inferior en su vista ventral y calcaremos el dibujo. El resultado es equivalente a una norma dorsal del marco inferior. Este último tendrá una doble finalidad: servirá de guía para la elaboración de la reconstrucción del marco superior y servirá de base para la reconstrucción de la cara interna de la mitad ventral del animal.

En la norma dorsal del marco ventral encontramos una serie de áreas o puntos especialmente útiles para la reconstrucción del marco superior. Estos son los siguientes: apófisis dorsales de los osículos IFI e IFD; cresta articular de las placas IFI, ILI, IFD e IPD; curvatura posterior de las placas IPI e IPD y finalmente los dientes anteriores de las placas ICI e ICD.

Las apófisis dorsales de los osículos IFI e IFD coinciden con una escotadura existente en la cara ventral de las placas SFI y SFD. Este es el primer punto de conexión entre osículos del marco inferior y el superior. Los dibujos de las placas SFI y SFD se rotarán hasta que coincidan las líneas articulares longitudinales, en caso de desconocer su posición una primera aproximación puede ser la coincidencia entre los bordes externos de estas placas con el equivalente del marco inferior. Fijaremos provisionalmente estos calcos. Continuaremos con la placa SOC, al tratarse de un osículo bilateral situado en la línea media del cuerpo haremos coincidir la línea de simetría bilateral con la línea media existente entre los dientes de las placas ICI e ICD, deslizando hacia delante y hacia atrás hasta situarlo en una posición adecuada. Después efectuaremos las correcciones necesarias a la posición de las placas IFI e IFD (rotación). A partir de este momento iremos completando el marco superior desde delante hacia atrás, atendiendo especialmente a la disposición de los osículos que realizan el cierre del marco superior en su

borde posterior. Comprobaremos sucesivamente la posición de las articulaciones entre los marcos superior e inferior, reajustando en aquellos puntos en que sea necesario.

El área frontal presenta problemas de ajuste debido a que las caras de los osículos no se encuentran orientados paralelos a las normas consideradas. Así, por ejemplo los osículos SOD y SOI suelen presentar una orientación oblicua. En este caso deberemos presentar los osículos en una de las normas (v. g. frontal) y realizar sucesivas proyecciones sobre las otras dos consideradas (v. g. lateral y dorsal), reajustando si es necesario.

Finalmente situaremos los osículos del ctenidio. Estos osículos varían en tamaño según una serie regular. Los dos primeros (los más cercanos a la placa SOC) suelen ser reducidos, casi residuales. Las placas ctenidiales 3ª a 5ª suelen ser de tamaño medio y se suelen orientar paralelas al plano de bilateralidad del animal. Seleccionaremos uno de estos para una primera aproximación y lo situaremos en una de las normas laterales (la derecha por ejemplo), ajustando el grado de elevación. Desde aquí realizaremos proyecciones hacia las otras normas para ubicar este osículo y una vez situado correctamente nos centraremos en la norma frontal. En esta norma, situaremos los osículos externos en su posición aproximada y después promediaremos la situación de los demás osículos. Una vez presentados todas las placas del ctenidio, comprobaremos sus posiciones y el grado de alabeo que poseen evitando que se solapen. Debemos tener presente en todo momento que las normas son representaciones bidimensionales de un objeto tridimensional que estamos completando poco a poco mediante un proceso iterativo de tanteo y error, aproximandonos sucesivamente a un modelo óptimo.

5.- Montaje final

Una vez conocidas ahora las posiciones definitivas de cada osículo según las normas ventral y dorsal procederemos a redibujar las normas frontal, posterior y laterales de cada osículo directamente desde el material original

haciendo uso de cámara clara. Reorientaremos el espécimen (en nuestro caso concreto las réplicas en latex), procurando su encaje en alguna de las normas ya dibujadas en fases anteriores y redibujando las nuevas normas según este nuevo sistema de referencia.

Para finalizar dibujaremos las normas ventral, dorsal, izquierda, derecha, anterior y posterior de la reconstrucción que hemos llevado a cabo. Adicionalmente se emplearán estas normas para completar aquellos aspectos de la cavidad corporal o incluso secciones corporales de interés concreto.

NOMENCLÁTOR TOPOGRÁFICO EMPLEADO EN CTENOCYSTOIDEOS

1.- Antecedentes

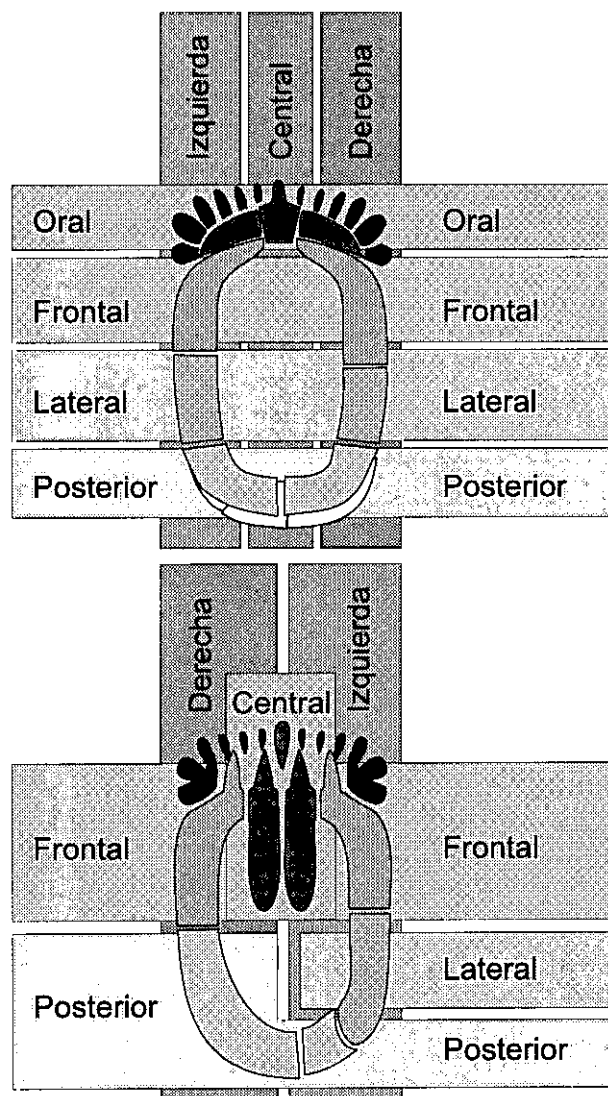
Cuando Robison y Sprinkle dieron a conocer en 1969 el primero de los representantes de Ctenocystoideos (y posteriormente S. y R. en 1978) ofrecieron una terminología extremadamente escueta para designar las partes de estos organismos, haciendo hincapié en una descripción de estructuras diferenciables mas que a designarlas propiamente; diferenciaron un marco superior y otro inferior de grandes placas marginales (*Supermarginals*, *infermarginals*), aunque distinguen una *suroral* (=SOC), unas *suborales* (=ICI e ICD), unas *laterals* (=SOD y SOI), las *ctenoids* (=Ct) y unas *dorsal* y *ventral centrals* (=SCT e ICT respectivamente).

Posteriormente JELL, BURRET y BANKS 1985 , emplean en esencia los mismos términos (*ctenoid plates*, *dorsal centrals*, *laterals*, *suboral plates*, *inferocentrals*, *ventral central plates*). En este mismo año FATKA y KORDULE 1985, modifican ligeramente esta notación, utilizando términos como las más posteriores inframarginales pareadas o no pareadas ("*suboral= no-couple anterocentral supermarginal*" [sic], "*radials=anterocentral supermarginal plates*" [sic] y "*suborals= couple of anterocentral infermarginals*" [sic]). En términos generales esta situación de designaciones relativas con nombres largos de varias palabras ha sido mantenida hasta ahora por los diferentes investigadores.

2.- Propuesta de nomenclatura para los elementos esqueléticos

La realización del presente trabajo de Tesis Doctoral, ha exigido la utilización de un nomenclátor preciso, mnemónico y suficientemente flexible que facilite el estudio pormenorizado de los elementos esqueléticos conservados en los fósiles y así establecer un marco comparativo entre los diferentes taxones contemplados. Estos objetivos se han cumplido satisfactoriamente tanto en los ejemplares articulados como en los

desarticulados, resultando especialmente eficaz en los listados y catálogos de material estudiado cuando se han manejado elementos esqueléticos aislados (ver apartado *reconstrucción del esqueleto*).



3.- Explicación del nomenclator propuesto

En este trabajo de Tesis Doctoral se propone un sistema nuevo para designar unívocamente cada osículo o placa; se trata de un sistema basado preferentemente en un conjunto de tres letras mayúsculas; cada conjunto de tres letras es un acrónimo formado por las abreviaturas indicativas de la posición ocupada por cada osículo en el cuerpo del animal.

El sistema propuesto se basa en el grupo de Ctenocystoideos mejor conocido, tanto en número de taxones (ver capítulo Taxonomía), en número de especímenes conocido (ver Material estudiado) como en la estructura esquelética que permanece casi constante entre todos los taxones estudiados. Se trata de los Ctenocystoideos del Patrón morfológico Dizonida; estos organismos tuvieron un conjunto de grandes placas casi invariable en cuanto a sus proporciones generales y a su distribución y disposición.

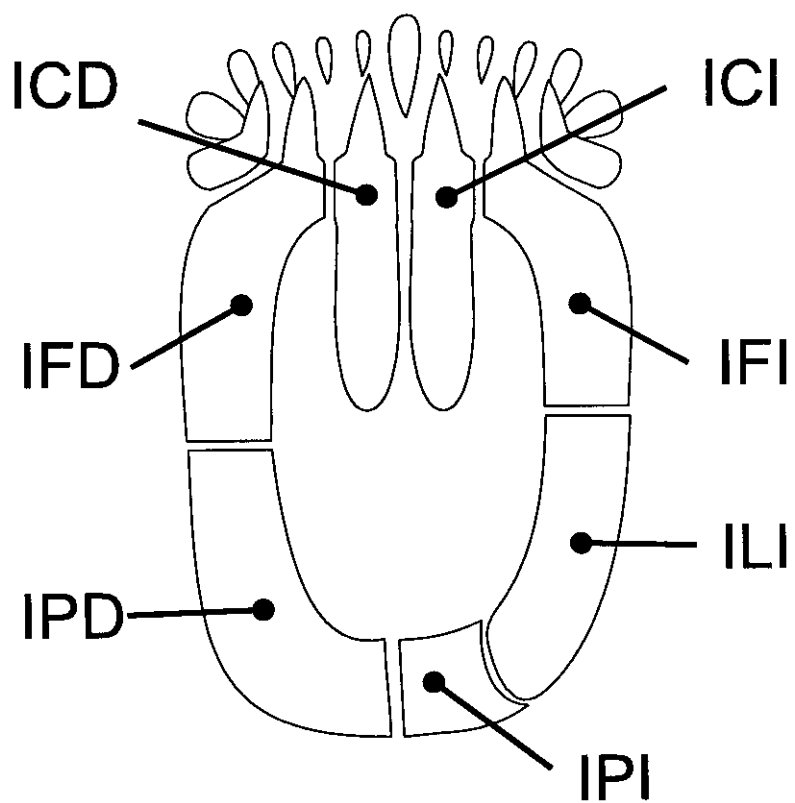
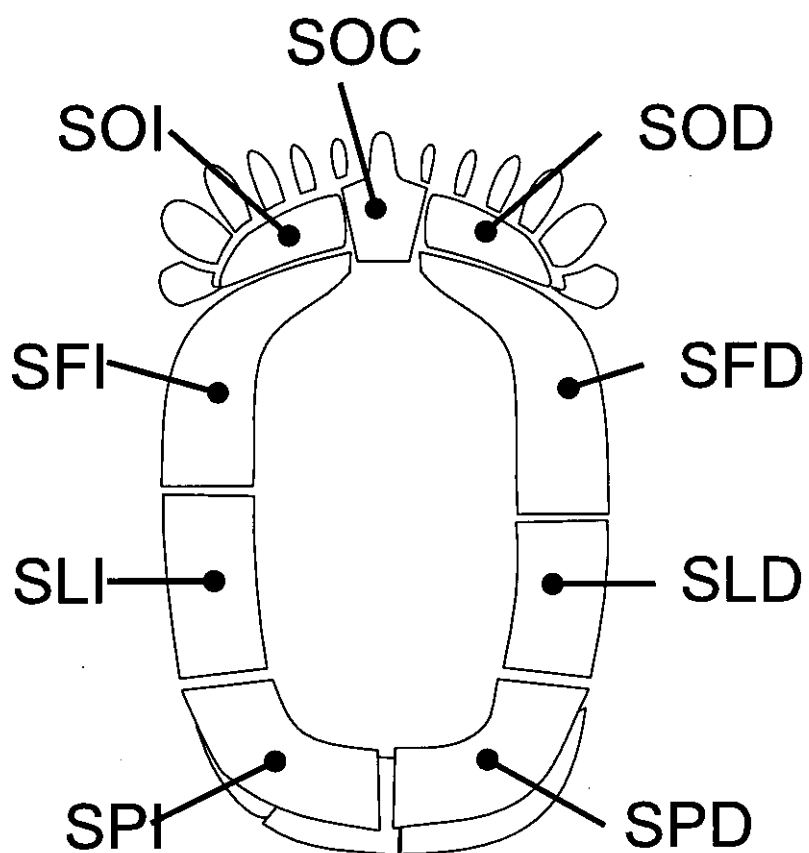
Este nomenclator si bien no resulta plenamente satisfactorio para designar las partes de otros Patrones morfológicos (Monozonida, Pleurozida y Azonida) si lo es para denominar el elemento más característico de la Clase Ctenocystoidea: el Ctenidio y estructuras anejas. Por este motivo, el nomenclator propuesto para el Patrón morfológico Dizonida sea extensivo para los demás patrones y propondremos términos adecuados para la designación unívoca de aquellas estructuras pertenecientes a otros Patrones morfológicos que así lo requieran.

Los Ctenocystoideos Dizonados presentan las placas marginales distribuidas en dos marcos: uno superior y otro inferior, adicionalmente se disponen otros osículos.

La primera letra de cada triada indica la pertenencia de una placa al ciclo superior (S) o inferior (I), por ejemplo I.. o S..

La segunda letra indica la posición relativa de cada osículo a lo largo del eje del animal distinguiéndose entre las placas del area anterior cuatro posiciones relativas: una posición Oral (O), una posición frontal (F), otra posición lateral (L) y una tercera posterior (P), por ejemplo ·F·, ·L·, ·P· y ·O·.

Completando la triada, la tercera letra indica la posición respecto al eje longitudinual del animal. Así, existirán osículos situados en posición central (C), a la derecha de la línea media (D) o a la izquierda (I); así tendremos osículos ·I·, ·C· o ·D·. Como excepción encontramos a los osículos suborales medios del *rastrellum* que se denominarán ICI e ICD (inferior central izquierda y derecha respectivamente) ya que son estructuras pareadas situadas en posición media



4.- Nomenclator topográfico

La lista completa de los osículos designados por el sistema de acrónimos para los Ctenocystoideos del plan morfológico Dizonida es la que sigue:

-SISTEMA MARGINAL:

- *CICLO SUPERIOR:*

- *Área frontal*

SFI: placa Supra Frontal Izquierda

SFD: placa Supra Frontal Derecha

- *Área lateral:*

SLI: placa Supra Lateral Izquierda

SLD: placa Supra Lateral Derecha

- *Área posterior*

SPI: placa Supra Posterior Izquierda

SPD: placa Supra Posterior Derecha

- *CICLO INFERIOR:*

- *Área frontal* (forman parte del rastrellum):

IFI: placa Infra Frontal Izquierda

IFD: placa Infra Frontal Derecha

- *Área lateral:*

ILI: placa Infra Lateral Izquierda

- *Área posterior:*

IPI: placa Infra Posterior Izquierda

IPD: placa Infra Posterior Derecha

-TEGUMENTOS DORSAL Y VENTRAL

SCT: el conjunto de osículos del tegumento superior o supracentral

ICT: el conjunto de osículos del tegumento infracentral o inferior.

- APARATO CTENIDIAL

- *CTENIDIO*

- *Placas de sostén:*

SOC: placa Supra Oral Central

SOD: placa Supra Oral Derecha

SOI: placa Supra Oral Izquierda

- *Placas ctenidiales:*

Ct: osículo ctenidial(uno). Se numeran con ordinales desde la placa SOC.

CtD: Bateria derecha de osículos ctenidiales(todos los situados a la derecha de SOC).

CtI: Bateria izquierda de osículos ctenidiales(todos los situados a la izquierda de SOC).

CtLI: placa ctenidial lateral derecha. (Tambien como Ct [Ordinal])

CtLD: placa ctenidial lateral izquierda (Tambien como Ct [Ordinal]).

- *RASTRELLUM:*

- *Área central:*

ICI: placa Infra Central Izquierda

ICD: placa Infra Central Derecha

- *Área marginal (forman parte del sistema marginal):*

IFI: placa Infra Frontal Izquierda

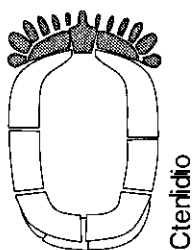
IFD: placa Infra Frontal Derecha

No se ha encontrado ningun Dizonida con la placa Infra Lateral Derecha (ILD), motivo por el que no se ha consignado en la lista anterior.

Una ventaja adicional sería la posibilidad de poder emplear comodines (·, *) y designar con precisión un conjunto de osículos.

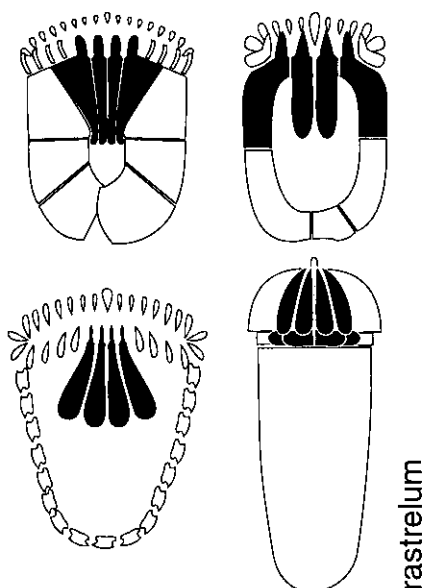
Otros términos anatómicos

A la par de este nomenclátor, han de manejarse terminos anatómicos que designen cada organo, sistema o elemento anatómicos particulares. Esta terminología propuesta se describe a continuación:



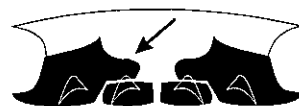
Ctenidio: conjunto formado por ambas series o baterías de los osículos ctenidiales (Ctl+CtD) y las placas de sostén SOD, SOC y SOI. Es una autopomorfía de la Clase Ctenocystoidea.

Rastrellum: conjunto formado por los cuatro osículos que se disponen por debajo del Ctenidio. Lo constituyen los osículos frontales de marco inferior (IFI+IFD) y los osículos medios de este mismo marco (ICI+ICD). El término procede del latín y hace alusión a la forma de rastrillo que presenta el conjunto de estos cuatro osículos que forman el suelo y labio inferior de la boca. Es una autopomorfía de la Clase Ctenocystoidea.



Aparato ctenidial: conjunto formado por el ctenidio y el *rastrellum*. Es una autopomorfía de la Clase Ctenocystoidea.

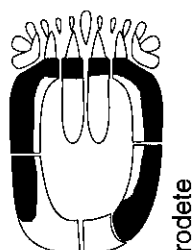
Procesos laterales: protuberancias de las placas IFI e ICD que forman los laterales y parte del suelo de la boca.



Comisura: zona estrecha en sentido dorso-ventral que forma la porción lateral de la boca; se sitúa por encima de la base de los procesos laterales de las placas IFD e IFI y junto a las apófisis superiores de estas mismas placas.



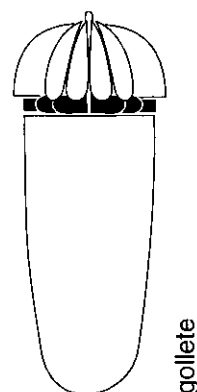
Apófisis superiores: ápófisis verticales y dirigidas hacia arriba de las placas IFI e IFD. En su extremo superior se articulan las placas SFI y SFD y en su cara fronto-lateral pueden articularse las placas externas del ctenidio.



Rodete: estructura o resalte de sección redondeada en forma de herradura que aparece en los bordes laterales y frontal de la cara inferior del marco marginal, alejando la superficie ventral central del sustrato. Se encuentra exclusivamente en los Dizonida.

Gollete: constricción que aparece en la base del ctenidio de los Azonida.

Sifón: estructura cónica integrada por osículos aciculares, referido anteriormente como “pirámide anal” (Robison y Sprinkle, 1969). La nueva interpretación anatómica y funcional de los Ctenocystoideos requiere del empleo de este término que define apropiadamente esta estructura.



Foramen sifonal [en Dizonida]: espacio en forma de ventana situado entre el marco marginal superior y el inferior en el extremo posterior del animal. Este espacio representa la salida del sifón a través del complejo marginal.

Escotadura sifonal: *idem* pero en Monozonida, representa un espacio donde se sitúa el sifón.

Espinas: 1.- [=procesos espiniformes]: procesos presentes en el borde posterior de la teca, principalmente en el margen del marco inferior (placas IPI e IPD).

2.- procesos externos aciculares o filiformes de las placas tegumentarias de Azonida.

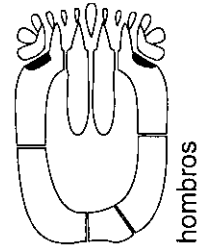
Múltiples: epíteto indicativo de que una “placa” determinada está subdividida en varios osículos independientes, se opone a *simple*.

Simple: epíteto indicativo de que una “placa” determinada está formada por un único osículo en lugar de estarlo por varios, con independencia de la existencia de fusión o no de estructuras. Se opone a *multiple* o *compuesto*.

Compuesto: ver *multiple*.

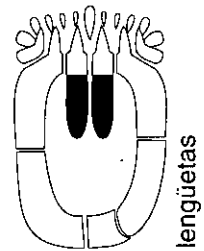
Aletas: *idem* pero en forma laminar y horizontal

Hombro: un área de inflexión o incisura situada en el extremo anterior del margen externo de las placas IFI e IFD y que sirve para alojar a la última o últimas placas ctenidiales.



Brazo [en Pembrocystidae]: porción basal alargada, acodada y de sección oblonga de la placa ctenidial externa de Pembrocystidae.

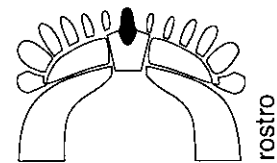
Lengüetas [posteriores]: porción posterior de las placas centrales del rastrellum (ICI e ICD) de forma aplanada, más o menos extensa, en forma de espátula o lengüeta que queda embutida en el tegumento infracentral.



Canal lateral: estructura en forma de surco de gran tamaño existente en el lateral del cuerpo de los Dizonida y que recorre toda su longitud. Se interpreta como un canal exhalante.

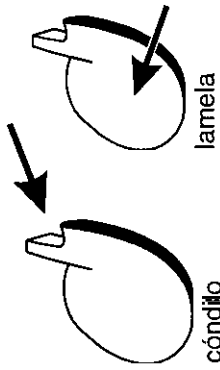
Barra longitudinal: refiriéndose a los marcos marginales, cada una de los conjuntos de placas IFD-IPD, IFI-ILI, SFI-SLI-SPI y SFD-SLD-SPD, los cuales forman unas estructuras rígidas y elongadas.

Rostro: prolongación o extensión lamelar anterior de la placa SOC.



Cuerpo [de una placa]: parte masiva de una placa.

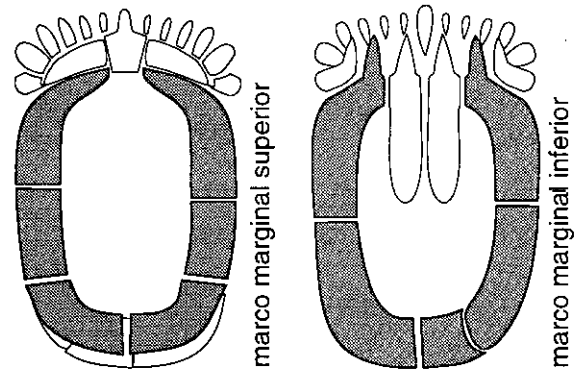
Rama: porción elongada y diferenciable del cuerpo de una placa.



Lamela: porción laminar, delgada y de contorno redondeado o en forma de raqueta de una placa ctenidial.

Cóndilo: porción articular de una placa ctenidial en la que se identifican una incisura condilea, una apófisis inferior y una superior. Esta última puede ser muy reducida o ausente.

Marco marginal: estructura semirrígida en forma de zuncho que conforma las laterales de las paredes corporales.



Campo infracentral [o *supracentral*]: espacio existente entre las placas del marco marginal y que cerraría la cavidad corporal en su cara ventral [o dorsal].

Alas: [1] expansiones laterales de la apófisis inferior de la base de las placas ctenidiales de los Azonida.

[2] partes laterales y adelgazadas del cuerpo de la placa SOC

ANATOMÍA TOPOGRÁFICA DEL ESQUELETO

Introducción

Aunque el esqueleto de los Ctenocystoideos constituye una unidad tanto desde el punto de vista histológico como organológico, razones descriptivas nos obligan a subdivirlo en grandes regiones corporales bien diferenciadas que se encuentran adaptadas a funciones bien diferentes. La porción esquelética más característica de los Ctenocystoideos es el aparato ctenidial que se dispone en el extremo frontal del animal y se encuentra relacionado con la captura de nutrientes. El aparato ctenidial podemos dividirlo en dos partes diferenciables: el ctenidio y el *rastrellum*; este último se encuentra vinculado con el marco inferior de placas marginales. El aparato ctenidial es una estructura que, con variaciones, aparece en toda la Clase Ctenocystoidea. Sin embargo, otras estructuras o fracciones esqueléticas presentan variaciones importantes entre diferentes grupos por lo que hemos descrito cuatro tipos morfológicos. Estos patrones morfológicos hacen especial referencia a la forma corporal general pero la diferencia más conspicua es la estructura marginal de la teca que delimita unas láminas tegumentarias, dorsal y ventral. Atendiendo a esta característica definimos Patrones morfológicos Monozonado, Pleurozonado, Azonado y Dizonado. De estos patrones, el Dizonado es el más complejo y aunque es un patrón apomórfico (ver capítulo Filogenia) lo consideraremos como base para definir el concepto de Ctenocystoideos.

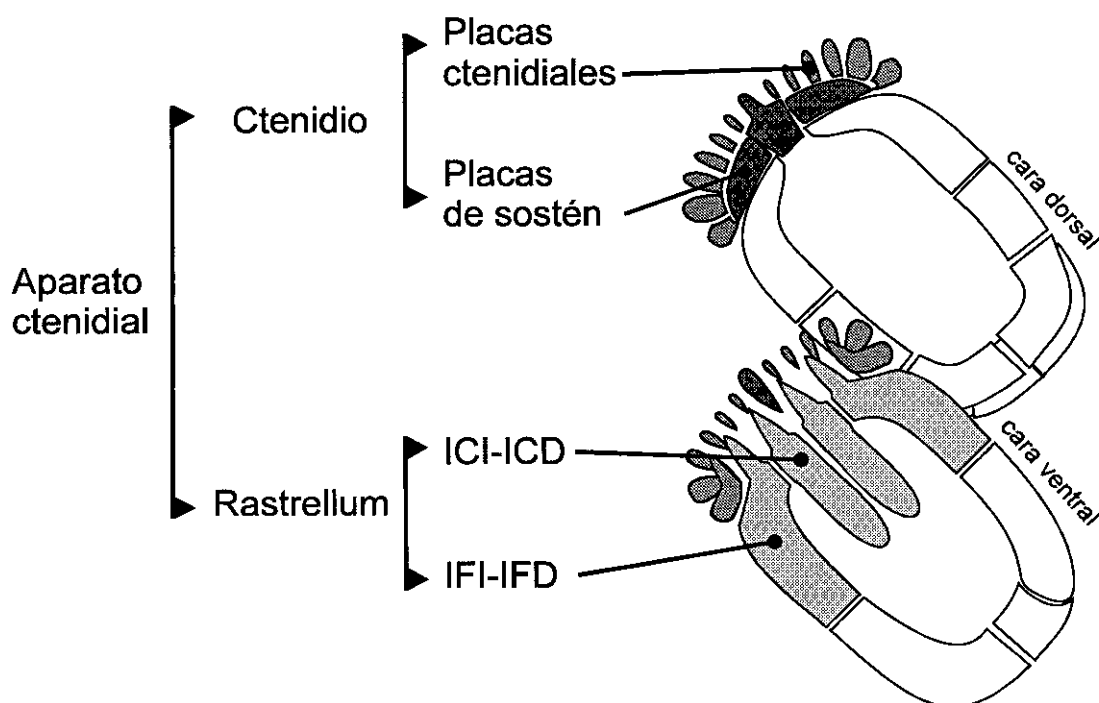
Anatomía topográfica de los Dizonida

En el Patrón morfológico Dizonado encontramos dos marcos marginales superpuestos, de los cuales el inferior forma parte del aparato ctenidial y el superior es posterior a este. El marco inferior forma una estructura rígida y forma la base estructural del cuerpo de los Ctenocystoideos que soporta a otras estructuras.

APARATO CTENIDIAL (esqueleto perioral)

El aparato ctenidial está formado por una serie de osículos relacionados probablemente con la captura e ingesta de alimentos y se trata de una estructura perioral con simetría bilateral. En una primera aproximación podemos dividirlo en dos porciones diferenciadas, una dorsal y otra ventral. La estructura ventral se encuentra formada por cuatro osículos que en su conjunto reciben el nombre de *rastrellum* la cual, por su especial vinculación con el marco marginal inferior será descrita en ese apartado. La fracción dorsal del aparato ctenidial se encuentra formada por el ctenidio, el cual puede dividirse en dos partes bien diferentes: el conjunto de las placas ctenidiales y un sistema de soporte de estas. A continuación describiremos el ctenidio y sus partes. El *rastrellum* será descrito tras el epígrafe “marco inferior s. I.”.

Todas estas estructuras quedan reflejadas en la siguiente figura:



El Ctenidio

El conjunto de placas ctenidiales junto con otras placas anejas (SOC, IFD, IFI, ICD e ICI) forman el ctenidio, la estructura más característica de estos organismos. Esta estructura presenta un elevado grado de bilateralidad, con la placa SOC situada en el plano de simetría axial. A ambos lados de la placa SOC se disponen sendas baterías de placas ctenidiales engarzadas en las alas de la placa SOC, en el borde frontal de las placas SOD y SOI así como en las apófisis superiores de las placas IFI e IFD. Considerando la batería izquierda (la de la derecha es equivalente y especular), se observa un incremento tanto de tamaño como de robustez hacia porciones laterales donde las placas llegan a presentar incluso ornamentación en su borde externo y torsión dextrógira de la lamela. Las placas mediales (las situadas en las cercanías de la placa SOC) son mucho menores y se disponen en las alas de la placa SOC. Entre estas y las placas laterales se disponen un grupo de placas ctenidiales en las que distinguimos un elevado número de detalles anatómicos.

Placas de sostén

El sistema de placas de sostén de las placas ctenidiales está formado, de derecha a izquierda, por las placas SOD, SOC y SOI. Las placas SOI y SOD son simétricas y su contorno suele ser ovalado. La placa SOC se sitúa en el plano medio del animal y su extremo anterior presenta una estructura lamelar vertical.

Placa SOC

La placa SOC se sitúa en la línea media del animal en posición dorsal y frontal; se encuentra presente en todos los Ctenocystoideos y junto con las placas ctenidiales, forma el elemento más significativo de los Ctenocystoideos.

La placa SOC forma el techo de la boca y antecede a esta. Se divide en dos porciones claramente diferenciables: cuerpo y rostro. El cuerpo de esta placa es una estructura masiva, frecuentemente prismática y de aspecto macizo; el rostro en cambio, es una estructura laminar vertical y comparandola

con el cuerpo tiene aspecto gracil, su ápice forma el extremo anterior del animal.

El cuerpo de la placa SOC es grueso y en norma dorsal tiene un contorno trapezoidal. Se articula lateralmente con los osículos SOD y SOL; en ocasiones, su borde posterior se articula con los extremos anteriores de las placas SFD y SFI. Su extremo posterior se articula directamente con el tegumento dorsal (supracentral). Esta placa forma el techo de la boca y la entendemos homóloga de la placa supraoral de los Cincta y quizás es el resultado de una fusión de la placa supraoral con algún osículo ctenidial. En este caso, el cuerpo de la placa podría ser homólogo a la placa supraoral de los Cincta y el rostro homólogo a una placa del labro. Su máximo espesor lo presenta en las porciones mediales, siendo algo más delgada en las porciones laterales.

El borde anterior del cuerpo forma un escalón que diferencia la superficie dorsal que es ornamentada de una superficie frontal articular, lisa y curva sobre la que se disponen las placas ctenidiales mediales, normalmente las dos o tres primeras de cada batería. El borde anterior del cuerpo puede ser casi rectilíneo o arqueado, pero por lo común ambos lados forman ángulo.

En la línea media se sitúa el rostro, el cual se proyecta hacia delante. Por lo común, el rostro tiene en norma dorsal un aspecto triangular con los flancos convergiendo hacia el ápice y su superficie dorsal es una continuación de la superficie dorsal del cuerpo de esta placa. La inserción del rostro en el cuerpo puede ser gradual o abrupta, pero en cualquier caso existe una continuidad en la textura superficial esquelética. El rostro tiene una sección transversal de contorno triangular, con vértices bien definidos, superficie dorsal plana o convexa (transv.). Los laterales son plano-cóncavos y ventralmente tiende a extenderse en forma de lámina axial plana.

En norma lateral, el rostro tiene forma de hachuela con una constricción o adelgazamiento basal. El borde inferior de esta constricción es redondeado tanto en sentido transversal como en sentido axial e inmediatamente por

delante de él se desarrolla la lamela del rostro. Esta es la condición normal en los Cytenocystoideos, pero en *Pembrocystis* en esta posición aparece una lámina ventral en forma de espátula transversal, delgada y con el ápice dirigido hacia delante (lámina deflectora). Inmediato por delante de la base de esta lámina aparecen dos estructuras o tubérculos de escaso desarrollo.

Placas SOI y SOD

Las placas SOD y SOI son de tamaño pequeño, se sitúan a ambos lados de la placa SOC. Tienen un aspecto oval o subrectangular y vistos en norma frontal pueden encontrarse algo arqueados. Estas placas tienen un espesor moderado y se suelen adelgazar hacia los márgenes laterales. El borde anterior es una continuación de los bordes frontales de la placa SOC, es redondeado, sobre el se articula la mayor parte de las placas ctenidiales. El borde frontal es muy liso y existe un resalte a manera de pequeño escalón que recorre todo el margen anterior delimitando la superficie dorsal, que es ornamentada, de la frontal que es lisa.

En el borde posterior existe una articulación lineal que se sitúa en la arista inferior del borde posterior. El límite entre el borde posterior y la superficie superior es abrupto y forma unos 90°.

Placas ctenidiales

Las placas ctenidiales presentan una estructura general muy constante entre los Tipos morfológicos Monozonado, Pleurozonado y Dizonado; en cambio en el tipo Azonado presenta severas modificaciones que requieren una descripción específica.

Para la descripción de una placa ctenidial tipo emplearemos una placa intermedia de *Pembrocystis*, a partir de este modelo básico describiremos las variaciones que se encuentran en otros taxones, así como las existentes entre

las placas ctenidiales de una misma batería.

La placa ctenidial tipo tiene aspecto de hachuela, con una porción basal gruesa, una lamelar distal y otra de transición que conecta ambas porciones. La porción basal comienza con una depresión condílea hemisférica con dos apófisis en forma de lábios, una dorsal y otra inferior, cada una de las cuales tiene un contorno subrectangular. La apófisis dorsal superior tiene una superficie externa que es una continuación de la superficie externa de las placas del ctenidio y se continúa anteriormente en unas crestas de contorno redondeado que forman el margen superior de la lamela. La apófisis ventral se proyecta igualmente hacia delante con un recorrido ascendente que rodea la incisura condílea hasta alcanzar la cresta marginal con la que se une en ángulo. La incisura condílea es una depresión hemisférica de superficies muy lisas. La zona de transición entre la zona basal y la lamelar presenta una incisura ventral que delimita un cuello engrosado transversalmente por las crestas que parten de las apófisis hacia delante.

La lamela presenta una superficie externa engrosada que le da un característico perfil triangular o en "T", esta superficie externa suele ser convexa en sentido transversal y se encuentra frecuentemente ornamentada. La superficie dorsal externa tienen un recorrido arqueado incrementando su curvatura hacia el ápice donde termina en el ángulo apical. Desde este punto retrocede con un recorrido descendente para sufrir una flexión ascendente y alcanzar la incisura ventral. La lamela presenta su mínimo espesor en la arista ventral. Cerca de la base, al menos en *Pembrocystis*, pueden encontrarse dos tuberosidades elongadas situadas a ambos lados de la lamela, estas tuberosidades posiblemente estuvieron asociadas con ligamentos asociados con movimientos de cierre del ctenidio.

Este modelo básico de una placa ctenidial sufre modificaciones dentro de una batería de placas, el modelo previamente descrito correspondía a una placa intermedia de cada batería. Las placas situadas en una posición más medial tienden hacia una simplificación generalizada concomitante a una reducción del tamaño. Por otro lado, las placas situadas en posición mas

externa tienen tendencia hacia el aumento de tamaño, de robustez y, especialmente, de torsión. La diferencia de tamaños entre la placa más interna o medial (Ct 1ª) y la más externa es característico de los taxones y puede variar entre un x1,2 y x5. Estas diferencias en tamaño afectan en diferente grado al espesor. Las placas más externas suelen ser mucho más robustas y presentan además una ornamentación mucho más grosera que la que presentan las placas internas e incluso a las situadas en posiciones intermedias.

La torsión que experimentan las placas más externas puede alcanzar los 90º de diferencia entre el plano articular basal y la superficie lamelar distal. Esto es debido a que la articulación se sitúa en el dorso del animal, si bien la articulación de la última placa puede situarse en la superficie lateral del animal, y el ápice de la lamela tiende a situarse en posición radiante con respecto a la boca.

Entre las variaciones entre taxones destaca la reducción de la apófisis condílea dorsal en la mayoría de las especies e incluso su desaparición a excepción de *Pembrocystis*. En los casos en los que no hay una desaparición total esta apófisis aparece como un resalte situado cerca, pero por debajo, de la base del borde externo de la placa (v. g. *Ctenocystis colodon*).

En *Pembrocystis*, la placa ctenidial más externa tiene una forma característica en maza (de hecho es una apomorfía). En este osículo distinguimos tres porciones diferenciadas:

Brazo proximal: cilíndrico, ligeramente acodado, con una articulación condílea basal con dos apófisis de desarrollo muy pequeño, se inserta en el cuerpo de la placa en posición lateral superior.

Cuerpo: grueso, ojival con el ápice orientado hacia atrás, de sección cuadrangular oblonga.

Lamela: muy delgada de contorno subrectangular, algo más ancha que el cuerpo, se orienta según la porción del brazo que se inserta

con el cuerpo (distal).

En el caso de *Pembrocystis*, la placa ctenidial no se inserta sobre la placa SOD o SOI correspondiente, sino que lo hace sobre la apófisis superior de las placas IFI o IFD, según sea el caso.

ESQUELETO CORPORAL

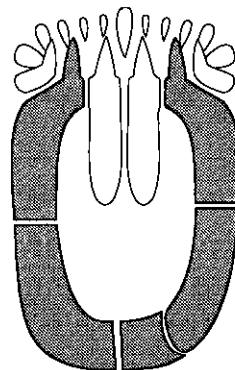
Formado por un marco doble de placas marginales, unos tegumentos dorsal y ventral y por un sifón posterior. En su extremo anterior se articula el aparato ctenidial.

Sistema marginal

El sistema marginal es un marco de placas de mayor fortaleza que otras placas del cuerpo de los Ctenocystoideos. Este marco forma los laterales del cuerpo y sirve de sosten semirrígido para soporte de otras estructuras. Cerrando este marco en su cara superior e inferior se encuentran sendas láminas tegumentarias formadas por osículos de tamaño mucho menor. La estructura de este marco es diferente para cada uno de los tipos morfológicos que describimos para los Ctenocystoideos. Así, el cuerpo de los Ctenocystoideos está formado por un sistema marginal compuesto por dos marcos marginales (Patrón morfológico Dizonado y Pleurozonado), por uno (Monozonados) o carecen de esta estructura (Azonados). En las formas dizonadas y pleurozonadas existen dos marcos marginales superpuestos, de ellos el inferior es homólogo al marco que presentan las formas monozonadas y los Cineta. Las formas monomarginadas poseen un marco marginal grueso, de sección triangular y aspecto macizo. Las formas pleurozonadas poseen dos marcos superpuestos de osículos relativamente pequeños y oblongos separados por una banda lateral de osículos aciculares. En las formas dizonadas ambos marcos se encuentran en contacto mediante una articulación rectilínea y delgada, los osículos tienen forma de "T" y dejan, en su cara lateral un conspicuo canal longitudinal.

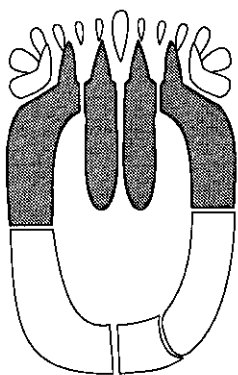
Marco inferior s. I.

En el marco inferior encontramos dos estructuras bien diferenciadas, el marco inferior s. s. que conforma el marco estructural del cuerpo, y el rastrellum el cual se encuentra vinculado con el aparato ctenidial. La distinción entre ambas estructuras es evidente en pleurozonados y monozonados; sin embargo en dizonados la diferencia es más funcional que física; por este motivo, el rastrellum ha sido incluido en este apartado y no, como en principio resultaría más lógico en el apartado correspondiente al aparato ctenidial.



Rastrellum

Como una parte notable del marco inferior destaca el rastrellum el cual se encuentra presente en todos los Ctenocystoideos si bien su estructura es característica de cada grupo. En las formas dizonadas el rastrellum forma parte intrínseca del marco inferior del cual constituye algo más de la mitad anterior.

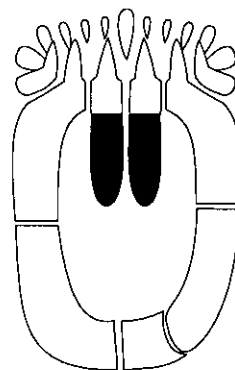


El rastrellum está formado por cuatro placas (IFI, IFD, ICI e ICD) bilateralmente similares. Las placas ICI e ICD ocupan una posición medial y las placas IFD e IFI se sitúan en posición lateral respecto a las primeras y forman algo más de la mitad anterior del marco marginal inferior. El rastrellum forma el suelo de la boca y presenta en posición anterior cuatro dientes en forma de reja de arado que la anteceden.

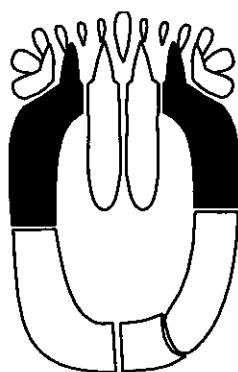
Las placas ICI e ICD son similares en tamaño y forma y resultan ser bilateralmente simétricas la una respecto de la otra. En estas placas distinguimos en sentido antero posterior tres regiones bien diferenciadas: diente, cuerpo y lengüeta. El cuerpo de estas placas por lo común tiene aspecto de paralelepípedo oblongo, tan alto como largo y varias veces más ancho, tanto como lo es la propia placa. Esta porción forma parte o es una continuación

estructural del marco marginal ya que constituye un refuerzo que lo cierra por delante y permite mantener separadas las placas IFD e IFI. La superficie externa (la inferior) forma parte del rodete marginal y presenta la misma ornamentación que este. La cara superior es redondeada y forma el suelo de la boca o su lábio inferior.

Por detrás del cuerpo se sitúan las lengüetas posteriores; estas estructuras tienen forma de lámina, por lo general tan ancha como el cuerpo de la placa (*Gilcidia*, *Pembrocystis*), o mucho más delgada (*Etectenocystis*). El ápice puede ser agudo (*Gilcidia*, *Etectenocystis*) o redondeado (*Pembrocystis*) y con respecto a su longitud pueden ser largas (*Gilcidia*, *Etectenocystis* y *Pembrocystis*) o residuales (*Ctenocystis*). Otra característica es la presencia de carenas mediales cordiformes en *Pembrocystis* y su ausencia en otras especies.



Los dientes anteriores tienen una longitud variable, por lo común tan anchos como largos y suelen ser similares a los que presentan las placas IFI e IFD. En los dizonados tienen forma de “V” invertida en la base y de “J” en las porciones medias ya que tienden a formar una lamela inclinada con el borde inferior orientado hacia los laterales y el superior hacia porciones mediales. Estos dientes tienen una estructura laminar y podrían ser el resultado de la fusión de osículos del labro a placas marginales inferiores. En las formas más primitivas como *Monozonida* y *Pleurozonida*, los dientes son relativamente gruesos (transv.) y verticales y podrían representar esta fusión. La forma en “V” que presenta en *Dizonida* podría ser en efecto una apomorfía.

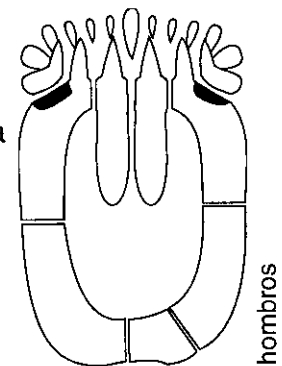


IFI
IFD

En los *Ctenocystoideos* dizonados, las placas laterales del rastrellum (IFI y IFD) además forman parte del marco marginal inferior, en el que ocupan su mitad anterior. En estas placas encontramos dos porciones bien diferenciadas: cuerpo y diente. A su vez el cuerpo de estas placas puede dividirse en una rama longitudinal y otra transversal. Si bien el aparato ctenidial es casi

bilateralmente simétrico, es precisamente en estas dos placas donde aparecen las asimetrías que destacarán en el extremo posterior del animal. Las asimetrías referidas no afectan a la forma de estas placas sino a la longitud del cuerpo de ellas ya que la placa IFI es ligeramente más corta que la IFD. El diente anterior de estas placas es similar a los ya descritos para las placas ICI e ICD. El cuerpo tienen forma de “J” con una rama corta frontal y otra larga longitudinal que forma parte del lateral de la teca. En la porción frontal distinguimos tres partes que desde el exterior hacia porciones medias son una zona de inflexión, la zona de inserción del diente y un lóbulo interno. La zona de inserción del diente es similar al cuerpo de la placa ICI o ICD pero mucho mas alto (cerca del doble), su parte inferior forma parte del rodete inferior, la superior forma la comisura y la porción lateral del suelo de la boca y se continúa hacia el lateral sin solución de continuidad con la zona de transición. Desde la parte superior de esta zona media parte un lóbulo medial que se sitúa suprayacente sobre el cuerpo de las placas ICI e ICD, cubriéndolo en distinto grado ya que este es un carácter de interés taxonómico. Concretamente en *Ctenocystis* es corto, apenas insinuado; en *Gilcidia* y *Pembrocystis* es intermedio y en *Etectenocystis* las cubren por completo llegando a establecer contacto en la línea media corporal y formando así un puente interno en el suelo de la boca.

La zona de transición entre la rama transversal y la rama longitudinal del cuerpo es, en vista lateral, indistinta de la rama longitudinal pero en su cara inferior y superior presenta dos características importantes. En el borde superior se encuentra una apófisis vertical y delgada, casi espinosa que forma el borde lateral de la comisura de la boca; el borde lateral de esta apófisis forma una cresta aguda que desciende lateralmente y se continúa con la cresta articular dorsal de la rama longitudinal. Esta apófisis sitúa su ápice en la foseta ventral de las placas SFI y SFD. En el borde externo de la cara ventral, se encuentra el *hombro* que es una zona casi rectilínea que acoge parcialmente la cara externa de la lamela de las placas Ctenidiales externas. El hombro

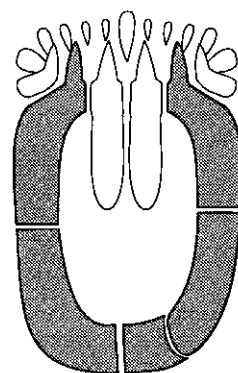


rectilíneo es característico de los Ctenocystoidae, entre los cuales acoge sólo a la última placa ctenidial salvo en *Ctenocystis colodon* que acoge a dos. El hombro en *Pembrocystis* es redondeado, de forma arqueada. Se trata de un carácter diagnóstico.

La rama lateral del cuerpo de las placas (IFI e IFD) serán descritas a continuación en el apartado correspondiente al marco marginal s. s. pues si bien el osículo pertenece al rastrellum, por su estructura y función es conveniente tratarlo en ese apartado.

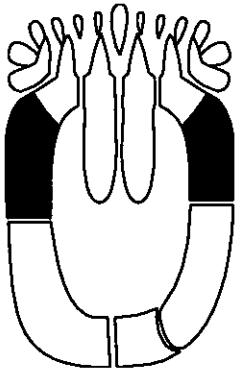
Marco inferior s. s.

En las formas dizonadas el marco inferior se encuentra formado por las placas IPI, IPD, ILI y por las ramas longitudinales de las placas IFI e IFD. En norma ventral, el marco inferior tiene forma de ovalo con diferencias entre las especies ya que algunas son efectivamente ovaladas (*Ctenocystis utahensis*) y otras son trapezoidales (*Pembrocystis gallica*). En esta norma, destaca el *rodete* una estructura en forma de herradura con los ápices orientados hacia atrás. El rodete tiene una sección oblonga, redondeada y es un resalte que recorre al conjunto de placas marginales desde el lado derecho hasta el izquierdo pasando por el frente (cuerpos de las placas ICI e ICD). El rodete mantiene al tegumento infracentral ligeramente por encima del plano de reposo del animal, dejando en el borde posterior un espacio entre este y la superficie marginal.



En norma superior se observa una faceta articular longilínea que recorre ambos laterales, por delante acaba en la apófisis superior de las placas IFI e IFD y por detrás en la escotadura donde se inserta el sifón. La cavidad interna es muy lisa si bien encontramos varias estructuras tenues que resultan de interés.

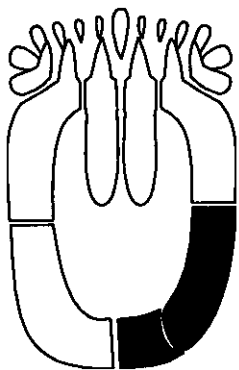
Rama longitudinal de las placas IFI e IFD



Ambas ramas resultar ser muy similares, sus detalles se aprecian mejor en una sección transversal. En esta sección encontramos en posición medial una porción laminar, tan delgada como el tegumento infracentral del que resulta ser una continuación; desde esta porción laminar hacia el exterior encontramos un engrosamiento repentino coincidente con la posición del rodete. El cambio entre la porción medial concave y la cara inferior del rodete se realiza mediante un cambio brusco (unos 100°); en el borde externo se observa un incremento progresivo del grado de curvatura hasta el borde externo, por encima del cual encontramos la mitad inferior del canal lateral que es uniformemente concava. El borde superior de esta placa es muy delgado y en algunos ejemplares se observa un canal longitudinal medio a lo largo de toda la cara articular. la cara interna es uniformemente concava, si bien en la base, cerca de la base del lateral interno de esta placa se aprecia un canalículo longitudinal que la recorre. Este canalículo se observa con claridad en ambas placas de *Pembrocystis gallica*.

Estas dos placas se articulan posteriormente con las placas IPD e ILI, estas articulaciones son transversales al eje longitudinal de la placa y sus facetas articulares son planas sin depresiones ni resaltes.

Placas IPI e ILI

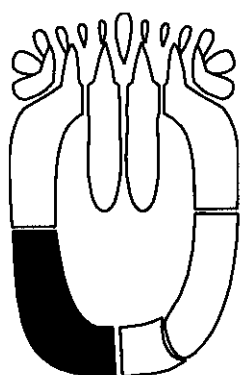


La estructura descrita anteriormente para las ramas longitudinales de las placas IFI e IFD es similar a la que presentan las placas ILI, IPI e IPD, al menos en sus porciones longitudinales. De las placas ILI e IPD hay que destacar la estructura de su articulación. En *Pembrocystis*, la articulación IPI-ILI es similar a la articulación IFI-ILI, de hecho la placa ILI es indistinta de la rama longitudinal de la placa IFI. Sin

embargo en *Ctenocystidae*, esta articulación es oblicua, con el plano articular elevado anteriormente de manera que la placa ILI se sitúa por debajo de la placa IPI. En este grupo la placa ILI tiene una estructura anterior similar a la que presenta la rama longitudinal de la placa IFI, pero la posterior es convexa, ligeramente globosa y ancha. Esta placa llega a formar de hecho en *Ctenocystidae* el margen lateral de la teca; mientras que en *Pembrocystidae* la placa IPI también integra el lateral de la teca. En *Ctenocystidae* la faceta articular ILI-IPI es oval, mientras que en *Pembrocystidae* es similar a la sección descrita para la placa IFI.

La placa ILI de *Ctenocystis utahensis* (modelo de estico del BMNH) presenta, en la cara interna una pequeña cresta oblícua de contorno romo. En su cara superior e interna la placa IPI presenta en el extremo posterior de la cresta articular dorsal un remate posterior en bisel concavo donde se sitúa la pirámide del sifón.

Placa IPD



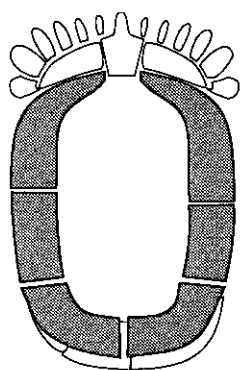
La placa IPD forma el ángulo posterior derecho del marco marginal inferior; tienen forma de "J" con una rama longitudinal y otra transversal. La parte anterior de la rama longitudinal es de características similares a la descrita para la placa IFD, de la que es continuación. La articulación IFD-IPD es rígida, perpendicular al eje antero posteroior del animal y las facetas articulares son lisas sin presentar cavidades ni resaltes. En la cara inferior se observa el final de la rama derecha del rodete que por lo común acaba de forma gradual y suave. La rama transversal en su cara inferior se sitúa al mismo nivel que el tegumento infracentral y es una superficie lisa que puede ser redondeada (*Etoctenocystis*, *Gilcidia*) o prolongarse posteriormente con estructuras como en espinas (*Ctenocystis*) o aletas (*Pembrocystis*).

La cara superior de esta placa presenta estructuras de interés. La rama

longitudinal presenta una cresta articular dorsal que separa el canal lateral (externo) de la cavidad corporal. Esta cresta queda rematada en su extremo posterior por un bisel oblicuo y cóncavo similar al que presenta la placa IPI. En la cara interna de la cresta articular dorsal, se encuentra una cresta oblicua con el borde medial dirigido hacia delante, esta cresta tiene un desarrollo relativamente pequeño y ha sido observada en *Gilcidia smithi*, *Pembrocystis gallica*, *Etoctenocystis bohémica* y en *Ctenocystis utahensis*. La orientación de esta cresta coincide con la observada en la cara interna de la cresta articular dorsal de la placa ILI.

Las placas IPI e IPD tienen una articulación muy delgada, con facetas articulares de contorno elipsoidal; esta articulación puede ser vertical pero lo más común es que sea oblicua, con la placa IPI infrayacente. Debemos tener en cuenta que debido a la ausencia de rodete en la cara inferior de este área y a la presencia, en su cara superior, del foramen del sifón en este área el espesor de estas placas es mínimo y la disposición oblicua maximiza el área articular.

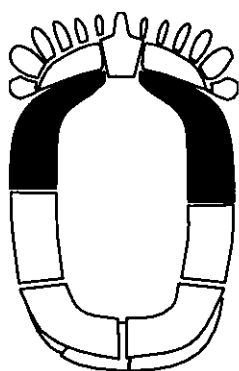
MARCO SUPERIOR



En dizonados, el marco superior está formado por un número relativamente fijo de placas marginales ya que los osículos posteriores (SPD y SPI) pueden encontrarse subdivididos en dos subosículos. Esta peculiaridad parece tener carácter interindividual, ya que existen ejemplares de una misma población con un número diferente de osículos posteriores (dos, tres o cuatro placas).

Placas SFI y SFD

En la cara superior del animal, inmediatamente por detrás del Ctenidio se sitúan las placas SFI y SFD. Estas placas son prácticamente simétricas la



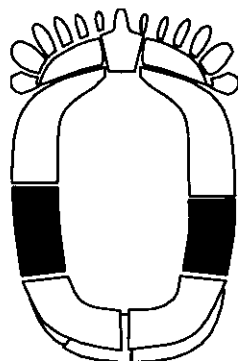
una con respecto a la otra y tienen forma de hoz. En cuanto a su posición, orientación y función, las podemos dividir en dos ramas, una longitudinal y otra transversal. La rama longitudinal forma parte del margen lateral superior de la teca; la rama transversal tiene una trayectoria oblicua, orientándose hacia los ángulos postero-laterales de la placa SOC. El ápice anterior de estas placas se sitúa en porciones mediales y puede ser muy agudo (*Pembrocystis*); agudo (*Ctenocystis utahensis*, *Gicidia smithi*, *Etectenocystis*) o romo (*Gilcidia jagoi*).

En la cara medial de la placa SFD, en su porción media se encuentra la incisura del hidroporo-gonoporo, es de tamaño pequeño, de contorno cilíndrico y puede tener contorno neto (*Ctenocystis utahensis*, *Gilcidia jagoi*) o difuso (*Pembrocystis*, *Ctenocystis colodon*). El borde anterior de la rama transversal presenta, en su borde inferior un resalte, mediante el cual se articulan a las placas SOD y SOL.

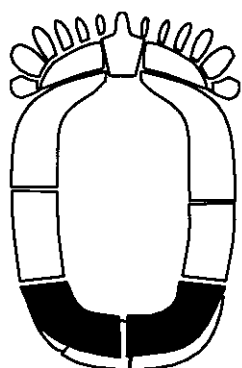
La rama longitudinal tiene una sección en forma de "T". La parte superior de la "T" forma el cuerpo de la placa y tiene la cara superior convexa. La parte vertical de la "T" forma una cresta articular de poco desarrollo. Estas placas se articulan posteriormente con las placas SLI y SLD mediante una articulación plana, vertical y transversal respecto el eje principal del animal que carece de resaltes o depresiones.

Placas SLI y SLD

Estas dos placas forman la parte media lateral del marco marginal superior, ambas suelen ser similares en forma y tamaño, si bien, suelen presentar algunas diferencias sobretodo respecto a la textura estereomica externa. Suelen ser restilineas, de dos a cuatro veces más largas que anchas y son continuación estructural de la rama longitudinal de las placas SFI y SFD.



Placas SPI y SPD



La parte posterior del marco marginal superior tienen un número variable de osículos ya que los osículos SPI y SPD pueden encontrarse subdivididos (SPD en SPD_a y SPD_b; SPI en SPI_a y SPI_b). Esta peculiaridad parece tener carácter individual, ya que existen ejemplares de una misma población con un número diferente de osículos posteriores (dos, tres o cuatro placas). Por ejemplo, los fósiles de *Ctenocystis utahensis* suelen aparecer asociados en la misma muestra y plano de estratificación (demostrando su coetaneidad). Muestras de este tipo son conocidas procedentes de diferentes localidades y/o niveles estratigráficos. En cada muestra se pueden encontrar especímenes con dos (SPI, SPD), tres (SPI_a, SPI_b, SPD o SPI, SPD_a, SPD_b) y cuatro (SPI_a, SPI_b, SPD_a, SPD_b) placas marginales posteriores. En *Etoctenocystis bohémica* (población única) hay ejemplares con tres (SPI_a, SPI_b, SPD) y con dos (SPI, SPD). Sin embargo, en *Pembrocystis* (de la misma paleocomunidad) no se han encontrado ejemplares con dos placas marginales y su número parece fijarse en tres (SPI_a, SPI_b, SPD); el problema de esta especie es el alto grado de desarticulación que presentan sus especímenes que ha impedido la identificación positiva de muchos de los osículos. En *Gilcidia jagoi* (en el holotipo) observamos una incisura en la placa SPI que sugiere la posibilidad de subdivisión en algunos ejemplares.

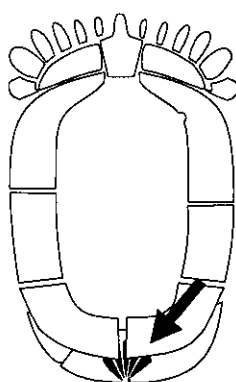
Tegumentos dorsal y ventral

Los tegumentos dorsal y ventral del cuerpo de los ctenocystoideos dizónida presentan características similares que permiten englobarlos bajo un mismo epígrafe. Los osículos son gruesos y de contorno ovalado o ahusado. En *Pembrocystis*, los osículos del tegumento ventral son oblongos, muy redondeados, mientras que en *Ctenocystis* tienen el borde agudo, con el centro de la superficie externa deprimido. Los osículos se encuentran bien separados

entre si y estos espacios interosiculares debió estar ocupado por tegumento. Las caras laterales de los osículos son concavas por lo que los osículos tienen aspecto de polea. La garganta de esta polea debió servir de inserción a masas musculares tegumentárias.

Por lo general, los osículos del tegumento inferior son algo o mucho mayores que los del tegumento superior. Lo mismo ocurre con los espacios interosiculares. En ocasiones, como ocurre en *Etoctenocystis*, los osículos del tegumento dorsal están tan proximos entre sí que forman un tegumento semirrigido, al menos esto ocurre en la mitad anterior del cuerpo del animal.

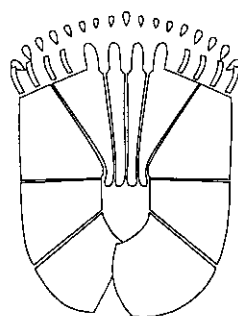
Sifón



Se sitúa en el extremo posterior del cuerpo, aproximadamente en la línea media del animal. Esta estructura tiene forma de cono y en su ápice se sitúa el sifón propiamente dicho. Las paredes del cono están formadas por un número variable de osículos aciculares, de sección oblonga y algo más gruesos en la base que en el ápice. La base de este cono se sitúa en la ventana o foramen que forman las placas IPI, IPD, SPD y SPI (estás dos ultimas, como ya hemos comentado, suelen encontrarse subdivididas) en el extremo posterior del cuerpo. El cono sifonal no encaja perfectamente en el foramen por lo que entre ambas estructuras debió existir tegumento sin esqueletizar. El sifón parece ser extensible, transformando su forma desde la de cono en reposo a otra subcilíndrica o troncocónica.

Anatomía topográfica en otros planes morfológicos

MONOZONIDA



Los monozonida poseen un marco marginal robusto y rígido. Este marco marginal es único y lo consideramos homólogo al marco marginal de los cincta, si bien con modificaciones importantes en el borde anterior. El ctenidio rodea la boca desde el dorso del animal hasta porciones ventrales.



APARATO CTENIDIAL

Ctenidio

Placas de sostén

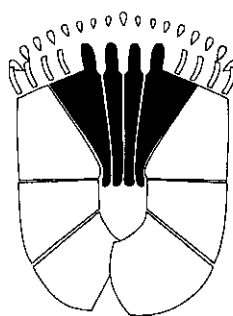
La placa SOC es similar a las ya descritas para los Dizonida. Las placas SOD y SOI son múltiples, subpoligonales o redondeados, delgados y de pequeño tamaño. Estas placas se disponen en dos filas.

Placas ctenidiales

Las placas ctenidiales forman dos grupos bien diferenciados. El grupo dorsal está formado por placas de contorno redondeado, con el borde externo de sección convexa y gruesa. Las cuatro placas ventrales de cada serie son relativamente delgadas, con las caras laterales paralelas y el borde externo de sección cóncava.

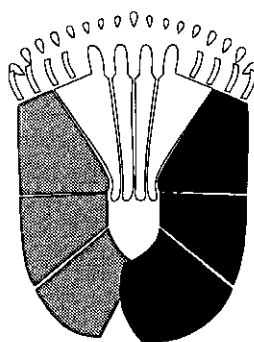
Rastrellum

En los Monozonados forma una continuación del marco marginal inferior creandolo frontalmente como si de un anillo de osículos se tratara. El rastrellum triangular con el frente formando la base de ese triángulo. En el extremo posterior se sitúan los ápices de las lengüetas que son delgadas y redondeadas. Las placas ICI e ICD son alargadas y estrechas, en cambio las laterales (IFI e IFD) son muy anchas en su porción frontal. En estas formas el hombro se sitúa en las placas IFI e IFD y además en las placas anteriores del marco marginal, donde varias placas ctenidiales que se articulan no en posición dorsal como en los otros Tipos morfológicos sino que lo hacen directamente sobre las placas IFI e IFD o sobre las placas anteriores del marco marginal. Los dientes anteriores tienen un aspecto macizo, redondeado y vertical.



CUERPO

Sistema marginal



El marco marginal está formado por seis placas de tamaño grande. Tres de ellas forman el lateral izquierdo del cuerpo y las otras tres el derecho. Cada uno de estos grupos de tres placas forma una barra longitudinal rígida. Entre ellas, en el extremo anterior, se sitúa el rastrellum. En el extremo posterior la barra derecha se superpone ligeramente sobre la izquierda.

En términos generales, ambas barras son similares en tamaño y forma, su sección es aproximadamente triangular y robusta, con la cara interna poco convexa.

Tegumentos dorsal y ventral

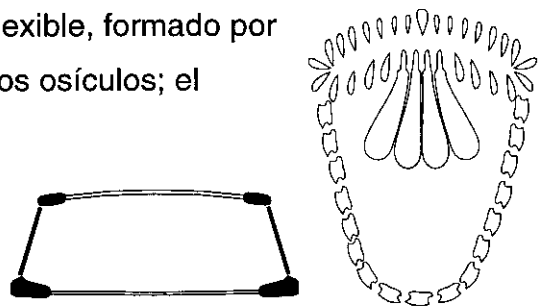
El tegumento dorsal debió ser muy flexible, uniéndose al sistema marginal por su extremo superior. Está formado por osículos esferoidales de tamaño muy pequeño y densamente dispuestos. El tegumento ventral es muy reducido, casi residual.

Sifón

El sifón es similar al descrito para dizonados, si bien se encuentra completamente rodeado por tegumento, incluso en la cara ventral.

PLEUROZONIDA

El cuerpo de los Pleurozonida es flexible, formado por un sistema marginal complejo de pequeños osículos; el aparato ctenidial prominente.



APARATO CTENIDIAL

Ctenidio

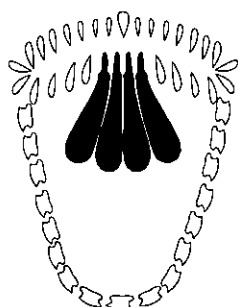
Placas de sostén

La placa SOC, es similar a la existente en Dizonida. Las placas SOD y SOI son múltiples, formadas por osículos subpoligonales o redondeados, relativamente delgados y de tamaño pequeño. Estos osículos forman una hilera arrosariada en el margen anterior y superior del cuerpo a ambos lados de la placa SOC, sirviendo todos ellos para la articulación de las placas ctenidiales dorsales.

Placas ctenidiales

En *Jugoszovia* la lamela tiene un contorno subcircular y no cuadrangular como aparece figurada en DZIK y ORLOWSKI 1995 (fig.). La variación en tamaño y forma entre los osículos es mínima y no hay torsión apreciable. Las placas ctenidiales dorsales se articulan sobre las placas SOI y SOD ya descritas. La articulación de las placas de la serie ventral parece efectuarse sobre placas tegumentarias indiferenciadas.

Rastrellum

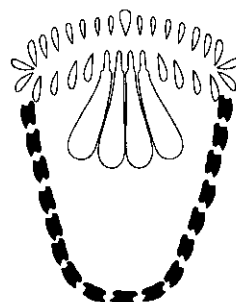


En los Pleurozonados forma una estructura independiente del marco marginal, separada por tegumento y sin entrar en contacto con el. El *rastrellum* está formado por cuatro osículos, estos son muy similares entre sí y se disponen en abanico. Las diferencias entre los osículos laterales (IFI e IFD) y los mediales (ICI e ICD) resultan ser mínimas. El cuerpo de estas placas es un paralelepípedo muy alto y estrecho, la lengüeta posterior es grande con la máxima anchura situada cerca del ápice posterior. Los dientes anteriores tienen un aspecto macizo y vertical y se disponen en el mismo eje longitudinal de la placa (ICI-ICD) o formando un ángulo (IFI e IFD) ya que los dientes son paralelos entre sí.

CUERPO

Sistema marginal

El sistema marginal de los pleurozónida es complejo pues está formado por tres series o bandas de osículos superpuestos. La banda superior está formada por una serie arrosariada de osículos marginales pequeños, oblongos y similares entre sí. La serie inferior lo está por osículos algo



mayores, oblongos o reniformes, con una escotadura en la articulación con otros osículos marginales. Entre ambas series se dispone una banda de osículos aciculares, dispuestos oblicuamente en empalizada, con el extremo superior dirigido hacia delante. Esta banda es flexible.



Tegumentos dorsal y ventral

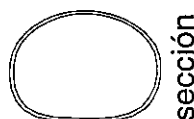
Los tegumentos dorsal y ventral son similares. Ambos están formados por placas planas, apenas convexas, de contorno poligonal y muy delgadas. Estas placas tegumentarias apenas dejan espacio entre sí. Las placas del tegumentos dorsal son de tamaño menor que las del ventral.

Sifón

Poco conocido por mala preservación, pero es similar al descrito para Dizonida. El sifón se sitúa entre el marco marginal superior y el inferior, interrumpiendo la banda media.

AZONIDA

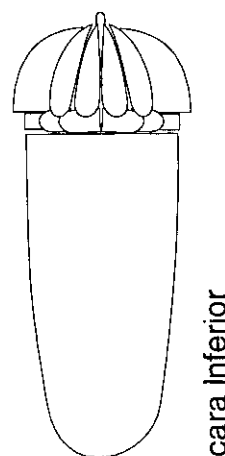
Este tipo morfológico es radicalmente distinto a los otros descritos previamente.



sección

APARATO CTENIDIAL

El aparato ctenidial de los Azonida es único entre los Ctenocystoideos conocidos. Tiene forma de casquete



cara inferior

hemisférico y una alta simetría bilateral. Las placas del rastrellum han sido completamente integradas en el ctenidio haciéndose indistinguibles de las placas ctenidiales salvo por el tamaño y posición. Los dientes anteriores son indistintos de las lamelas de las placas ctenoideas. En la línea media dorsal sobresale la placa SOC.

Placa SOC

Conollia presenta una placa SOC altamente modificada, con un cuerpo residual y un rostro hipertrófiado. El cuerpo de la placa SOC ha quedado reducido a meras protuberancias situadas en la base de un gran rostro; frontalmente estas protuberancias tienen aspecto triangular con el dorso horizontal. La lamela tiene un contorno elíptico y es muy fina.

Placas ctenidiales

En *Connolia* las bases de las placas ctenidiales han sido altamente modificadas, carecen de incisura condilea y la apófisis dorsal ha desaparecido. Una modificación importante de *Connolia* se encuentra en la asimetría que aparece en la apófisis inferior; esta apófisis es laminar, de contorno cuadrangular, ligeramente convexa y se extiende lateralmente tan solo hacia las porciones mediales del Ctenidio (marcada por la situación de la placa SOC). A estas expansiones las denominamos alas. Las alas de una placa cualquiera se imbrica sobre la inmediata dorsal, alcanzando también parte de la siguiente, de tal forma que el conjunto forma un anillo semirrígido que soporta y mantiene las lamelas en su posición. Este anillo forma un área constreñida inmediatamente por detrás del casquete hemisférico que forman las porciones lamelares del ctenidio, a esta constricción la denominamos gollete. El borde externo cada lamela tiene un remate basal (=posterior) abrupto, de contorno semicircular y una sección en "Y". Entre dos placas consecutivas, justo por encima del gollete, existe un pequeño espacio (=área

exhalante).

Por otro lado se observa una gran reducción en el tamaño hacia porciones mediales (=dorsales), también hay que destacar que existe torsión en los osículos pero en esta ocasión esta torsión se localiza en las placas intermedias no en las mediales ni en las más externas.

En las formas azonadas las placas SOD y SOI son irreconocibles. Probablemente, las grandes espinas existentes en el gollete sean homologos a las placas SOD y SOI. Estas espinas se sitúan justo por encima del gollete en sus porciones posteriores. En Pleurozonida las placas SOD-SOI son múltiples y arrosariadas, por lo que resulta plausible pensar que estas grandes espinas del gollete sean placas SOD-SOI múltiples que modificaron su aspecto y disposición.

CUERPO

Tegumento

El cuerpo carece de sistema marginal. El tegumento presenta unas placas grandes, muy finas y de contorno poligonal. El estereoma de estas placas es retiforme, formado por una única capa. Las placas presentan unas expansiones en forma de espinas. la porción basal de las espinas es perpendicular a la superficie de la placa pero rápidamente se abaten hacia atrás teniendo un trazado casi paralelo a la superficie corporal. Existen varios tamaños de espinas, desde muy gruesas hasta muy finas, filiformes. estas últimas suelen tener sección cilíndrica, sin embargo, las mayores presentan una sección oblonga. Por otro lado, la superficie externa de las espinas puede ser lisa (el caso de las espinas filiformes) o tener filas de tuberculos o espinillas en sus flancos. Las espinitas laterales suelen ser oblicuas divergiendo distalmente. Las espinas son crecimientos estereomícos en los que se ha preponderado el eje principal de crecimiento abortando las porciones trabeculares, sin embargo, en algunas espinas no hay un eje principal y tienen

un trazado en zig-zag.

Las espinas no se distribuyen regularmente por toda la superficie corporal. En la cara ventral, especialmente hacia las porciones anteriores y medias, las espinas son gruesas, con expansiones arrosariadas en los laterales. entre las espinas gruesas se disponen tambien otras finas. Hacia el dorso del animal y especialmente hacia porciones posteriores las espinas gruesas desaparecen.

Sifón

El sifón posterior es desconocido, pues en ninguno de los ejemplares de *Conollia* estudiados esta porción se encuentra bien conservada. Con toda seguridad, y por comparación con los demás ctenocystoideos esta estructura debió estar presente; si bien, dada la complexión fragil del esqueleto corporal, su tamaño pudo ser reducido.

ESPLACNOLOGÍA

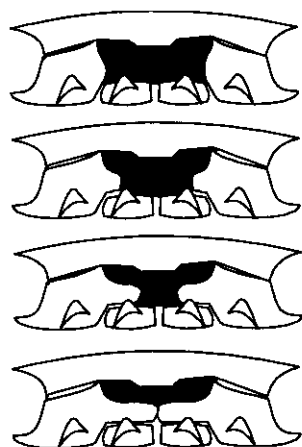
INTRODUCCIÓN

La reconstrucción de la anatomía de un fósil suele estar basada en la interpretación de evidencias indirectas y en raras ocasiones por la presencia de visceras preservadas. Entre las evidencias indirectas podemos citar la indentificación de aberturas o estructuras externas que se corresponden con organos concretos y las impresiones que produjeron las visceras en los elementos esqueléticos de las cavidades corporales. Es muy frecuente, especialmente en materiales pizarrosos, que los fósiles se preserven como moldes naturales. En este caso los rellenos naturales de las cavidades corporales serán un fiel reflejo de la posición de los organos internos. Este es un procedimiento muy común, por ejemplo en paleoneurología donde se estudia el sistema nervios mediante en el estudio de los moldes endocraneales. Desgraciadamente la cavidad interna de los ctenocystoideos, a diferencia de otras Clases de Carpoideos, es muy poco infirmativa pues presenta muy pocas evidencias acerca de la posición y trazado de las visceras.

INDICIOS ACERCA DE LA ANATOMIA INTERNA

Indicios visibles externamente (orificios corporales)

1.- boca



boca en Dizonida

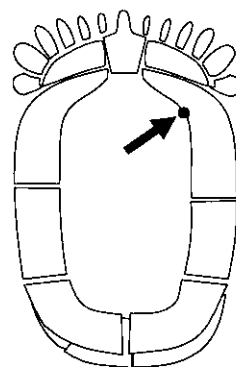
La boca es frontal, subhorizontal y se sitúa en el plano medio del animal. tiene un contorno oblongo o en forma de T. El techo de la boca lo forma el cuerpo de la placa SOC, los laterales (=comisuras) las apófisis superiores de las placas IFI e IFD y la base por diferentes estructuras, por lo general los cuerpos de las placas ICI e ICD. Los procesos laterales de las placas IFI e IFD se proyectan el uno contra el otro desde la

comisura por encima de los cuerpos de las placas ICI-ICD, su longitud es un caracter diagnostico de géneros. En *Ctenocystis* se encuentran muy poco insinuados y por lo tanto la boca es amplia y oblonga. En *Pembrocystis* y *Gilcidia* los procesos laterales son grandes y la boca tiene aspecto de T. Finalmente, en *Etoctenocystis* los procesos son confluentes y la boca es oval y relativamente pequeña.

En términos generales, la boca (o al menos el espacio que deja el esqueleto) es muy ancha, casi tanto como la cavidad corporal. Probablemente la boca era mucho menor. Hay que destacar su posición frontal y que es bilateralmente simétrica.

2.- Hidroporo-gonoporo?

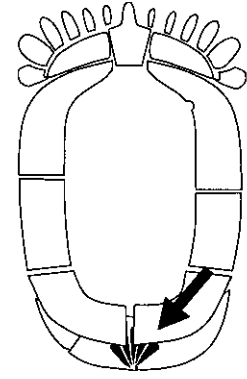
En el ángulo anterior-derecho del tegumento dorsal, justo en su unión con la placa SFD se encuentra un poro pequeño y de contorno elíptico. Este poro aparece como una pequeña escotadura en el borde superior interno de la placa SFD y se continúa hacia abajo mediante una foseta vertical a lo largo de toda la faceta articular SFD-tegumento dorsal. En *Gilcidia smithi* el surco también se extiende brevemente por la cara inferior de la placa, la ofrecida hacia la cavidad corporal.



El canal de la placa SPD es interpretado como la impresión de un tubo descendente y es interpretado como el canal petreo del sistema ambulacral o como una combinación de canal petreo y gonoducto. Este tubo debió penetrar directamente en la cavidad corporal desde el borde inferior del canal de la placa SPD sin recorrer la pared lateral del esqueleto. Por este motivo no se encuentran mas evidencias de esta estructura.

3.- Cono posterior (sifón)-foramen sifonal

El cono posterior fué interpretado inicialmente como una piramide anal (ROBISON y SPRINKLE, 1969), sin embargo, como veremos más adelante sería más apropiado denominarlo sifón. Esta estructura fué descrita previamente (Anatomía topográfica del esqueleto, sifón).

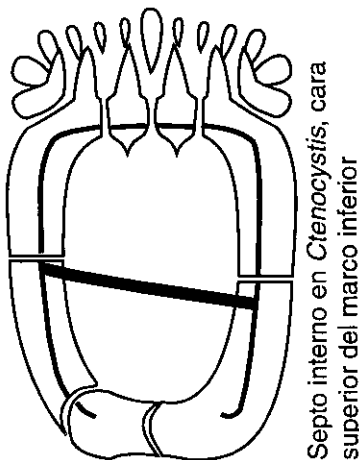


Indicios visibles internamente

De entre todo el material estudiado solo hemos encontrado evidencias internas acerca de la anatomía en *Ctenocystis utahensis*, *Etoctenocystis bohémica*, *Pembrocystis gallica* y *Gilcidia smithi*. Con el conjunto de todas las evidencias disponibles elaboraremos un modelo anatómico sintético que recoja la esencia de la anatomía interna de los Ctenocystoideos.

1.- Septo transversal

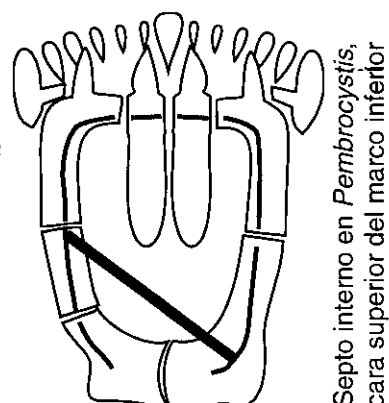
En *Ctenocystis utahensis*, *Etoctenocystis bohémica*, *Pembrocystis gallica* y *Gilcidia smithi* hemos encontrado evidencias de la existencia de un septo transversal oblicuo. En cada una de las especies el septo presenta un trazado diferente, tanto en inclinación como en su posición longitudinal.



Los indicios del septo se encuentran en el margen inferior, en las placas IPD e IFI; se trata de unas crestas o resaltes verticales, algo oblicuos y groseramente dirigidos el uno hacia el otro. El borde superior de estas crestas no alcanza el marco superior y el borde inferior no avanza más allá del tegumento infracentral. Cuando puede ser observado, este resalte es conspicuo en la placa IPD y apenas insinuado en la placa IFI. En estas cuatro especies la cresta interna de la placa IFI ocupa

siempre la misma posición en el extremo posterior de esta placa, muy cercana a la articulación IFI-ILI. Sin embargo la cresta interna de la placa IPD cambia su posición de una especie a otra. En *Ctenocystis utahensis* se sitúa en el extremo anterior de la placa IPD, junto a la articulación IFD-IPD. En *Gilcidia smithi* se sitúa mucho más retrasada, cercana al punto de inflexión de la cresta articular dorsal de esta placa. Finalmente en *Etoctenocystis bohémica* y *Pembrocystis gallica* se sitúa cerca del límite posterior de la cresta, inmediato al foramen.

En *Etoctenocystis bohémica* y *Pembrocystis gallica* el septo se encuentra muy atrasado, en las proximidades del foramen posterior. En *Gilcidia smithi* ocupa una posición intermedia y en *Ctenocystis* se encuentra muy adelantado.



2.- Resaltes longitudinales en la cara interna de SLI, SLD.

Visibles en algunos ejemplares de *Ctenocystis utahensis*. Se sitúan en la parte media o baja de las paredes laterales (=crestas longitudinales) de las placas SLI y SLD. Tienen un recorrido horizontal y sinuoso con los extremos posteriores descendentes.

3.- Borde superior del ángulo anterior interno de las placas IFI-IFD

En el borde superior del ángulo anterior interno de las placas IFI-IFD *Pembrocystis* hay un resalte en forma de cresta aguda de poca altura que casi alcanza el borde superior de los procesos horizontales de estas placas.

4.- Escotadura inferior de la placa SFD

La placa SFD (no se ha podido observar en la SFI) de *Pembrocystis*

presenta una profunda escotadura de contorno triangular rodeada por una cresta que parece ser una continuidad de la estructura del punto anterior.

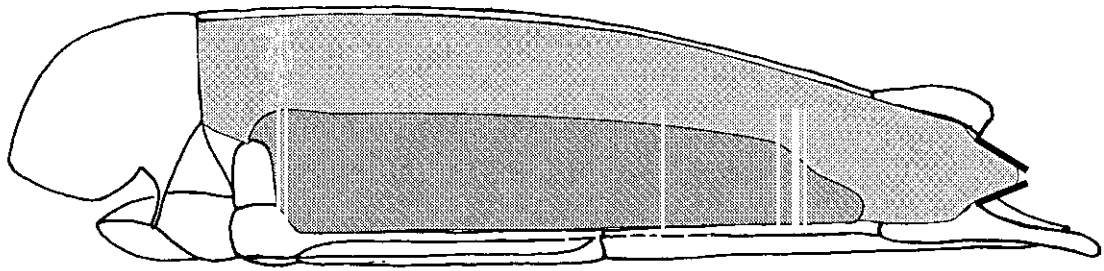
5.- *Depresiones longitudinales en las placas IFD e IFI*

En *Pembrocystis gallica*, en la cara superior de las placas IFI e IFD cerca de base de la cresta articular lateral aparecen sendas depresiones longitudinales muy tenues.

INTERPRETACIÓN ANATÓMICA DE LOS DIZONIDA

La cavidad corporal comprende dos cavidades independientes separadas por una membrana que denominaremos cavidad anterior y cavidad posterior. En los laterales de la cara interna del marco marginal inferior se encuentran claras evidencias de la existencia de un septo transversal membranoso. Este septo era oblicuo, con el extremo derecho retrasado o muy retrasado respecto al izquierdo. Esta membrana, tal y como evidencian los resaltes longitudinales en la cara interna de las placas SLI y SLD, continuaba hacia delante casi horizontal situándose a unos tres quintos de la altura total de la cavidad corporal. En *Ctenocystis* no hemos encontrado evidencias de esta membrana en el extremo anterior de la cavidad corporal, quizás como consecuencia de su trazado coincidente con las articulaciones IFI-SFI e IFD-SFD. Sin embargo, en el borde superior del ángulo anterior interno de la placa IFI de *Pembrocystis*, encontramos evidencias de que esta membrana horizontal alcanzaba las comisuras de la boca.

La cavidad anterior ocupaba el extremo antero-inferior de la cavidad y se encontraban limitada por delante por los elementos verticales del rastrellum (cuerpos de las placas ICI e ICD, paredes verticales de los ángulos de las placas IFI e IFD así como por los tubérculos laterales de estas placas.



Cavidades internas de *Pembrocystis*, vista lateral izquierda

Los límites laterales eran las crestas verticales de las placas IFI, IFD, parte anterior de la placa IPD, parte inferior de las placas SLI, SLD, SFD y probablemente SFI. El límite superior y posterior era la membrana que suponemos existió entre las crestas y estructuras observadas en las paredes de la cavidad corporal.

La cavidad posterior ocupaba la parte posterior de la cavidad corporal, proyectándose hacia la boca por encima de la cavidad anterior. En *Pembrocystis*, *Etoctenocystis* y *Gilcidia* esta cavidad se encontraba limitada a la parte posterior de la cavidad corporal, mientras que en *Ctenocystis* ocupaba casi la mitad posterior de esta cavidad.

En *Gilcidia*, *Pembrocystis* y *Etoctenocystis* la cavidad anterior se encontraba protegida ventralmente por unas láminas escleróticas que rigidizaban el tegumento ventral; estas láminas son las lengüetas posteriores de las placas ICI e ICD y las expansiones laminares interiores de las placas marginales del rastrellum IFI e IFD. Sin embargo, la cavidad posterior se encuentra vincualda directamente con las partes del cuerpo capaces de contracción.

La cavidad posterior se abre al exterior mediante el cono posterior (= pirámide anal s. ROBISON y SPRINKLE 1969). Aunque, como hemos comentado anteriormente, también se proyectaba por encima de la cavidad anterior hacia la parte superior de la boca. Si el aparato ctenidial, como proponemos en el siguiente capítulo (Estructura y Función), era capaz de bombear y filtrar el agua, no sería necesaria una boca de gran tamaño para ingerir las partículas de alimento filtradas. Por lo cual, la gran boca de los ctenocystoideos tuvo que

estar relacionada con la entrada de grandes masas de agua (ver capítulo Estructura y Función), si bien pudo estar rodeada de tejido blando sin esqueletizar.

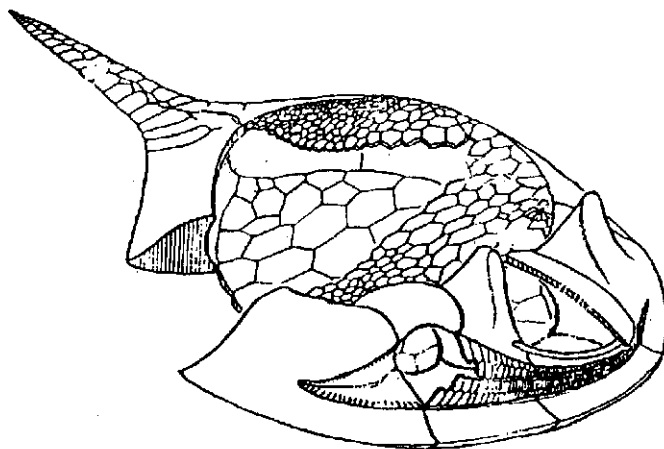
Probablemente, en los Ctenocystoideos, al igual que en las demás clases de carpoideos, la boca estuvo asociada con una gran faringe. En este trabajo interpretamos la cavidad posterior como una faringe. La argumentación viene dada por las posiciones relativas de las cavidades corporales y las interpretaciones de estructura y función que realizamos en el siguiente capítulo. Esta interpretación se encuentra adicionalmente apoyada por la interpretación de la anatomía interna de los Cineta (DOMÍNGUEZ *et al.* 1994, DOMÍNGUEZ en prensa) y otros carpoideos.

Por otra parte, la cavidad anterior debió contener las vísceras. Esta cavidad visceral estuvo asociada anteriormente con la boca. No es simétrica ni en norma dorsal ni en norma frontal. La masa visceral se encuentra desplazada hacia la derecha: en el extremo anterior se desplaza hacia la derecha y hacia arriba rodeando el canal petreo (o canal petreo-gonoducto?) y en el extremo posterior hacia la derecha. Si los únicos orificios corporales que conectan la cavidad visceral con el exterior son la boca y el hidroporo (-gonoporo?) y entre esta cavidad y el cono posterior se encuentra la faringe parece probable que el ano fuera interno y las heces fueran eliminadas al ser expelida el agua contenida en la faringe a través del cono posterior. En este caso parece ser más apropiado denominar *sifón* al cono posterior.

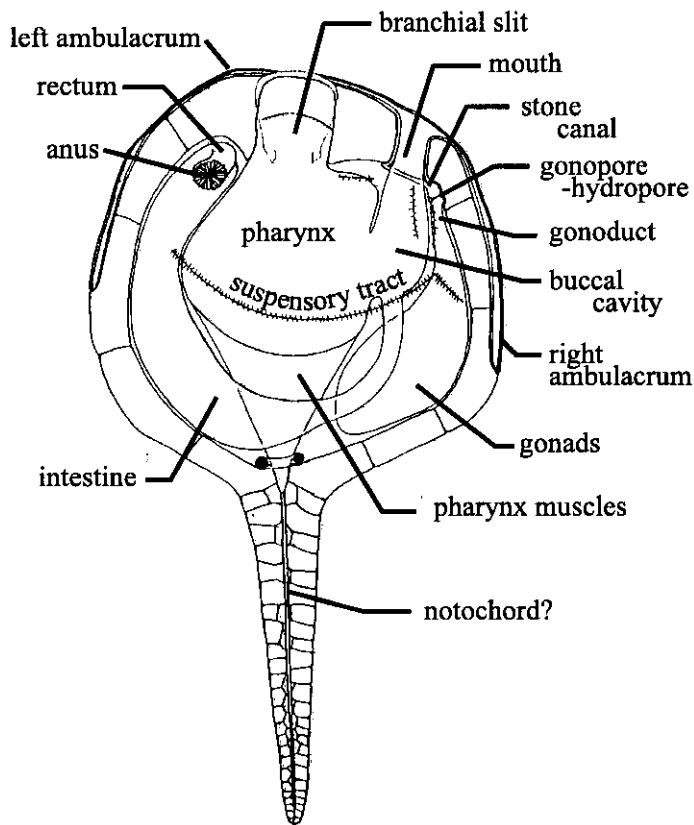
ANATOMÍA DE CINCTA

Los Cincta, a diferencia de los Soluta no tienen brazo anterior, el ambulacro es birrameo, recostado y alojado en surcos en la cara anterior del animal. Como la boca se encuentra situado en el extremo anterior derecho del cuerpo las dos ramas ambulacrales difieren en tamaño y no son simétricas, más concretamente *Gyrocystis* tiene un ambulacr derecho reducido o ausente.

El ano se encuentra situado en el extremo anterior izquierdo del tegumento dorsal (FRIEDRICH 1993). A la izquierda de la boca se encuentra el opérculo el cual cubre y cierra una única hendidura branquial. La faringe fue probablemente muy amplia y



tuvo forma de bulbo o pera. Modelo de Cincta, tomado de Gil y Domínguez 1995. En el tegumento dorsal, justo detrás de la boca, se encuentra el gonoporo-hidroporo. Friedrich (1993) fue el primero en reconocer este poro y lo identificó como un hidroporo quizás asociado a un gonoporo. Algunos especímenes de Cincta presentan, por debajo de este poro, un surco doble sobre la superficie de las placas marginales (DOMÍNGUEZ en prensa). El surco anterior, que es mucho mayor en extensión y profundidad, puede ser interpretado como la impresión en el esqueleto del canal pétreo, mientras que el posterior pudo estar asociado con las gónadas las cuales dejaron impresiones lobuladas sobre la superficie interna de las placas marginales derechas desde la posición del hidroporo-gonoporo hasta las inmediaciones de la inserción de la cola o estela. Adicionalmente, JEFFERIES 1997 apoya esta idea basándose en homologías con el soluta *Dendrocystoides* redescrito previamente en JEFFERIES 1990.



Anatomía interna de *Trochocystites* (Cincta), tomado de DOMÍNGUEZ en prensa.

El tubo digestivo de los cincta incluyó probablemente una cavidad bucal situada inmediatamente a continuación de la boca en la cavidad corporal. La cavidad bucal se encuentra indicada por la posición de posibles inserciones ligamentarias situadas en la cara interna del tegumento dorsal y por debajo del surco del canal petreo. La cavidad bucal debió presentar una gran comunicación con la faringe, por otra parte pudo existir un corto esófago que conectara la cavidad bucal con el intestino (DOMÍNGUEZ et al. 1994, GIL et al. 1998,

DOMÍNGUEZ en prensa). El intestino tuvo forma de U horizontal y distalmente (recto) sufría una fuerte inflexión hacia arriba hasta alcanzar el ano que se encontraba en el ápice de un pequeño cono de osículos aciculares en el ángulo anterior izquierdo del tegumento.

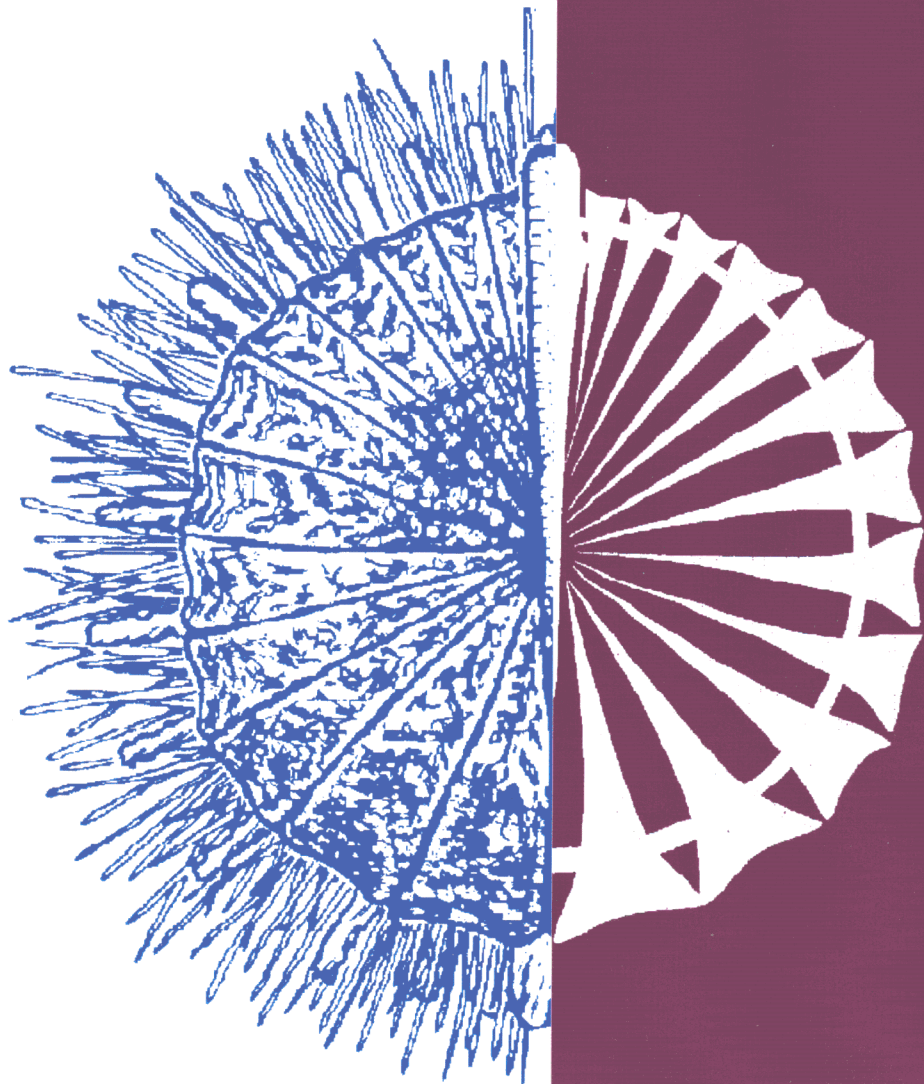
La faringe debió poseer una fuerte musculatura parenteral de forma cónica que se insertaba posteriormente en la base de la cola, esta masa muscular dejó impresiones en la cara superior del tegumento ventral de muchos especímenes de Cincta por lo que el intestino debió pasar necesariamente por encima de este músculo.

Los Cincta debieron ser suspensívoros activos. La contracción de los músculos faríngeos cónicos pudo forzar la salida de agua a través de la hendidura branquial frontal. La fuerza del agua exhalada podría abrir

ligeramente el opérculo. Una vez relajado el musculo faríngeo, el cuerpo podría recobar su forma gracias a la recuperación elástica de las articulaciones esqueléticas y el agua entraría necesariamente por la boca pues el opérculo funcionaría como una válvula antirretorno. Los ambulacros podrían conducir el agua hacia la boca y capturar algunas partículas de alimento. Un labro cubría y protegía el ambulacro y podría prevenir la entrada de partículas demasiado grandes.

6

Estructura y Función



ESTRUCTURA Y FUNCIÓN

Índice del capítulo 6

METODOLOGÍA

INTRODUCCIÓN

- 1.- Uniformitarismo o actualismo*
- 2.- Análisis del paradigma*
- 3.- Experimentación*

MÉTODO DEL PARADIGMA

MECÁNICA ESTRUCTURAL

ARTICULACIONES

1. PATRÓN MORFOLÓGICO DIZONIDA

ESTRUCTURA GENERAL

El sistema marginal

El ctenidio

ARTICULACIONES

- 1. Articulaciones intramarginales laterales*
- 2. Articulaciones marginales dorso-ventrales*
- 3. Articulación IPI-ILI*
- 4. Articulación posterior del marco inferior (IPI-IPD)*
- 5. Articulación de las placas ctenidiales*
- 6. Articulación posterior de las placas SOD y SOI*
- 7.- Articulaciones en los tegumentos dorsal y ventral*

INTERPRETACIÓN FUNCIONAL

Cuerpo (sistema marginal y estructuras anejas)

Ctenidio

2. PATRÓN MORFOLÓGICO MONOZONIDA

ESTRUCTURA GENERAL

El ctenidio

El sistema marginal

ARTICULACIONES

- 1.- articulación intramarginal*
- 2.- articulación posterior de las barras marginales*
- 3.- articulación entre el rastrellum y las barras marginales*
- 4.- Articulación SOD-SOC-SOI*
- 5.- articulación de las placas ctenidiales*
- 6.- articulación de los tegumentos superior e inferior*

INTERPRETACIÓN FUNCIONAL

3. PATRÓN MORFOLÓGICO PLEUROZONIDA

ESTRUCTURA GENERAL

Aparato ctenidial

Cuerpo

ARTICULACIONES

- 1.- Articulación intramarginal*
- 2.- Articulación tegumentaria*
- 3.- Articulación ctenidial*
- 4.- articulación SOD-SOI*
- 5.- Articulaciones tegumentarias*
- 6.- Articulaciones del rastrellum*

INTERPRETACIÓN FUNCIONAL

4. PATRÓN MORFOLÓGICO AZONIDA

ESTRUCTURA GENERAL

Cuerpo

Ctenidio

ARTICULACIONES

- 1.- Articulación de las placas del Ctenidio*
- 2.- Placas SOD-SOI ?*
- 3.- Placas del tegumento corporal*
- 4.- Articulación de las espinas corporales*

INTERPRETACIÓN FUNCIONAL

Cuerpo

Ctenidio

HIDRÁULICA

ELEMENTOS DE MECÁNICA DE FLUIDOS

Cambios en velocidad de flujo por cambios en el área de la sección

Sistemas de descarga

Flujo entre paredes

Cálculo del número de Reynolds

ANÁLISIS HIDRODINÁMICO DEL CTENIDIO

ANÁLISIS DEL CTENIDIO DE LOS DIZONIDA

Interpretación funcional

ANÁLISIS DEL CTENIDIO DE LOS AZONIDA

Interpretación funcional

PROPULSIÓN A CHORRO

Introducción

Impulsión continuada

Impulsión mediante pulsos

Efectividad de la propulsión a chorro

Propulsión en Ctenocystoideos Dizonida

INTRODUCCIÓN Y METODOLOGÍA

La función en un organismo no puede observarse directamente en los fósiles y normalmente debe ser inferida tan sólo a partir de la estructura esquelética. Por lo común, para obtener interpretaciones funcionales se emplean tres métodos (PAUL 1995):

1.- Uniformitarismo o actualismo

La estructura observada en un fósil es comparada con la existente en un organismo actual de forma que la función de una estructura en el organismo actual es atribuida a la correspondiente del fósil. Este método se encuentra limitado por la semejanza existente entre los dos organismos comparados.

2.- Experimentación

Comprobación de una hipótesis sobre función de una estructura. La limitación de este método radica en la capacidad de realizar un diseño experimental simple que permita comprobar adecuadamente la hipótesis propuesta.

3.- Análisis del paradigma

Una estructura es comparada con un diseño ideal o modelo que es capaz de realizar una función determinada. En este capítulo haremos un uso extensivo del método del paradigma que, por ser objeto de críticas, pasamos a discutir a continuación.

MÉTODO DEL PARADIGMA (del Griego παράδειγμα, método, modelo)

RUDWICK (1964) define paradigma como “la estructura que sería capaz de realizar la función con la máxima eficacia bajo las limitaciones impuestas por la naturaleza de los materiales”.

El método del paradigma es básicamente un método comparativo en el que confrontaremos una estructura de un organismo fósil con un diseño ideal o paradigma, en lugar de hacerlo con una estructura similar de un organismo actual. La comparación de una estructura de un organismo fósil con un paradigma significa solo que si la estructura realiza la función esperada entonces lo hacia eficazmente (PAUL 1995). Sin embargo, muchos investigadores han ido mucho más allá al asegurar que si la comparación es suficientemente cercana entonces la función de esa estructura ha sido correctamente identificada, lo cual no es necesariamente correcto. Por otro lado el método del paradigma no puede ser empleado para la identificación de estructuras no funcionales o estructuras no adaptativas.

Este método ha sido criticado con severidad por GRANT (1972) y por SIGNOR (1982), si bien la mayor parte de las criticas realizadas son debidas a un mal entendimiento del método o a una elevada expectativa en la resolución de las hipótesis planteadas (PAUL 1995).

CARTER 1967, PAUL 1968, 1972, 1975, 1995 y RUDWICK 1964 han realizado algunos comentarios al método:

- 1.- La estructura del fósil a estudiar debe haber sido reconstruida tal y como era en vida, esto es, en la reconstrucción deben haber sido incorporados los tejidos y estructuras que debieron estar presentes en el organismo vivo. Esta reconstrucción con frecuencia debe hacerse basandonos en el principio del uniformitarismo mediante comparaciones con organismos actuales emparentados, siendo por otra parte complicado y en ocasiones especulativo en diverso grado cuando tratamos con grupos totalmente extinguidos.

- 2.- El organismo debe ser tratado como un conjunto, como un “todo funcional” en el que todas las estructuras están íntimamente interrelacionadas; sin embargo en aras de una mayor simplicidad de análisis nos veremos obligados a realizar el estudio de una función concreta o de un órgano aislado, pero siempre deberemos tener en cuenta la disociación o la no-consideración de funciones accesorias y con frecuencia importantes.
- 3.- Ningún animal o parte de un animal tiene una eficacia del 100%, y por lo tanto la total identificación de las mismas con el paradigma no es posible. Una disimilitud total implica, obviamente, que el paradigma elegido no es correcto y debe ser desestimado. Deberemos tener presente que los órganos no funcionales existen y no podremos emplear este método para identificarlos aunque, como veremos en el punto 5, pueden ser rastreadas las variaciones de eficacia a lo largo de la historia evolutiva de un grupo. Por otro lado, una relativamente baja eficiencia, si lo comparamos con otro paradigma, puede indicar que ha habido una adaptación a más de una función con requerimientos dispares, habiéndose llegado a una estructura concreta como una solución de compromiso entre varias posibles y más eficaces para funciones discretas. El análisis del paradigma nos va a permitir estimar la relativa eficacia de un órgano en el desarrollo de una o varias funciones.
- 4.- El método del paradigma es eminentemente mecanicista, pues en él comparamos estructuras de organismos con máquinas de diversas tecnologías. Estamos en un área de conocimiento donde confluye la biología con diversas ingenierías, en lo que podríamos denominar “el diseño de los organismos” (WAINWRIGHT *et al.* 1980), encontrandonos ante un problema teleológico planteado ya por RUDWICK 1964 y CARTER 1967. Las máquinas han sido diseñadas para una función concreta, es lógico entonces el preguntarnos sobre un determinado artefacto ¿para qué sirve? en lugar de ¿cómo funciona? es en este punto donde debemos tener cuidado pues los organismos no han sido diseñados con un fin.

5.- la eficacia relativa de un órgano puede ser rastreada a lo largo de la historia evolutiva del grupo, pudiendo ser interpretadas las tendencias en términos de eficacia funcional y de adaptación.

CARTER 1967 propone cuatro pasos a seguir en el análisis del paradigma:

- 1.- Percepción de las posibles funciones de una determinada estructura.
- 2.- predicción de los posibles paradigmas a desarrollar y contrastar
- 3.- evaluación, esto es, la comparación de la estructura fósil con el paradigma.
- 4.- interpretación o selección de la función más apropiada.

Entre las ventajas del método del análisis del paradigma debemos destacar la facilidad para evaluar hipótesis alternativas y su independencia del Uniformitarismo biológico ya que no es necesario comparar una estructura de un organismo fósil con una estructura de un organismo actual ya conocido. Entre las desventajas encontramos que no es un método cuantitativo, para esto sería necesario un método experimental o la elaboración de simulaciones.

MECÁNICA ESTRUCTURAL

Los sistemas mecánicos de sostén en Ctenocystoideos son complejos, pues constan de diversos elementos estructurales bien diferentes entre sí, tanto en tamaño y forma como en función. No describiremos las propiedades mecánicas de cada elemento esquelético pues estas, debido a su anisotropía son difíciles de precisar, si bien en aras de simplicidad los consideraremos como elementos pétreos rígidos (WAINWRIGHT *et al.* 1980).

ARTICULACIONES

Las articulaciones entre elementos esqueléticos deberían haberse tratado más apropiadamente en el capítulo Anatomía; sin embargo, el interés que tienen estas estructuras desde el punto de vista de la función ha aconsejado su descripción en este capítulo.

En este trabajo seguimos la acepción anatómica clásica de articulación tal y como la recoge el Diccionario de la Real Academia Española: "Unión de un hueso u órgano esquelético con otro, ya sea del dermatoesqueleto o del neuroesqueleto" con independencia de la posibilidad o no de movimiento relativo entre ellos. En cualquier caso, las articulaciones, con independencia de su capacidad de movimiento relativo, serán tratadas en este capítulo desde un punto de vista eminentemente mecanicista.

1. PATRÓN MORFOLÓGICO DIZONIDA (géneros *Ctenocystis*, *Gilcidia*, *Pembrocystis* y *Etoctenocystis*)

ESTRUCTURA GENERAL

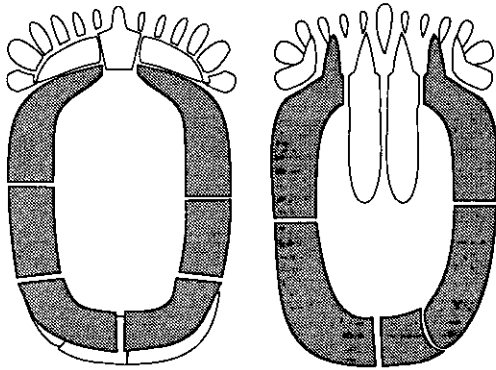
Desde un punto de vista estructural, el cuerpo de un Ctenocystoideo Dizonida puede dividirse en dos grandes regiones:

- 1.- el sistema marginal

2.- el ctenidio

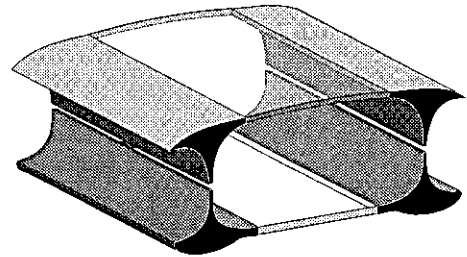
Adicionalmente hay elementos compartidos por estas dos divisiones corporales. Tal es el caso del rastrellum, cuya integración estructural (que no funcional) en el sistema marginal es evidente.

El sistema marginal



El sistema marginal de los Dizoonida se encuentra integrado por dos marcos marginales superpuestos, los cuales, junto con otras estructuras accesorias (v. g. placa SOC, rastrellum), tienen forma de anillo. Sin embargo, desde un punto de vista funcional

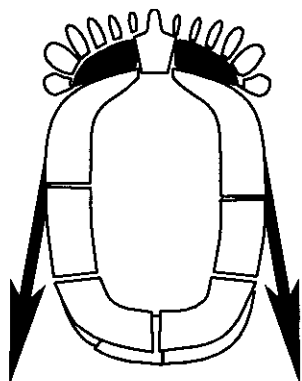
podemos asimilar el sistema marginal de los Dizoonida a un conjunto de cuatro barras longitudinales con elementos horizontales de conexión entre ellas (ver puntos 3 y 4 a continuación). La conexión entre las barras superiores e inferiores es directa mediante una articulación tipo bisagra (ver punto 2 a continuación). Estas barras son semirrígidas (ver punto 1 a continuación), contribuyendo así a conformar la forma general del cuerpo.



El ctenidio

El ctenidio de los Dizoonida lo podemos entender como un sistema de lamelas paralelas con un sistema basal de soporte (placas SOD, SOC, SOI). La singularidad del ctenidio de los Dizoonida radica en su posición dorsal, como ya hemos visto en el capítulo Anatomía, los otros planes morfológicos

(Monozonida, Pleurozonida y Azonida) presentan un ctenidio que rodea casi completamente la boca. Esta dorsalización del ctenidio es concomitante con dos procesos:

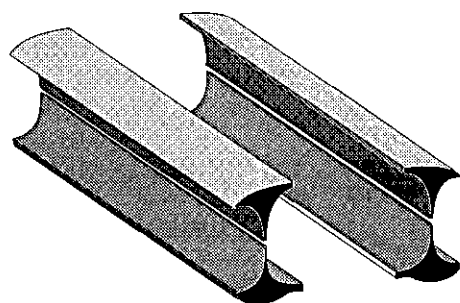


- la existencia de placas SOD y SOI únicas que se articulan posteriormente (ver punto 6 a continuación) permitiendo la elevación y el descenso del ctenidio en su conjunto.
- la singularización de las áreas exhalantes que se disponen lateralmente.

ARTICULACIONES

1. Articulaciones intramarginales laterales

Este tipo de articulación se encuentra entre los pares de placas IFD-IPD, IFI-ILI, SFI-SLI, SLI-SPI, SFD-SLD, SLD-SPD y el resultado es la formación de cuatro barras longitudinales:



- superior derecha, formada por las placas SFD, SLD y, en ocasiones, la placa SPD.
- superior izquierda, formada por las placas SFI, SLI y SPI.
- inferior izquierda, formada por las placas IFI e ILI.
- inferior derecha, formada por las placas IFD e IPI.

En Pembrocytidae debemos incluir también a la articulación ILI-IPI, por lo que la barra inferior derecha estaría formada por las placas IFI, ILI e IPI.

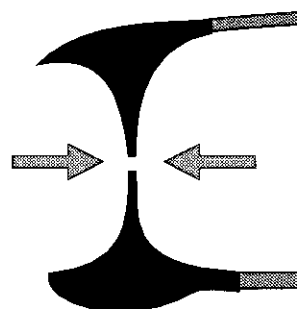
La faceta articular es plana, vertical y perpendicular a los bordes externos e internos de las placas marginales. En las facetas articulares no han sido observadas depresiones o estructuras similares, siendo siempre planas. El

espacio articular es muy reducido y la unión entre las dos placas que forman esta articulación debió producirse por medio de fibras conectivas cortas.

2. Articulaciones marginales dorso-ventrales

Las porciones laterales de ambos marcos marginales (superior e inferior) forman las barras semirrigidas longitudinales ya descritas en el apartado anterior. Las barras correspondientes al marco superior (SFI-SLI y SFD-SLD-SPD) tienen una sección en “T” mientras que las correspondientes al marco inferior (IFD-IPD e IFI-ILI) tienen sección en “T” invertida.

El contacto articular entre las barras superiores y las inferiores se realiza mediante las paredes verticales de cada barra. Estas paredes verticales aparecen como crestas rectilíneas sobresaliendo del cuerpo de cada placa y son muy delgadas. Las paredes verticales de cada placa presenta un estereoma con largos pilares oblicuos, casi verticales, interconectados mediante pequeñas trabéculas. Esta microestructura estereómica es especialmente visible en aquellas especies con textura estereómica bien conservada como *Pembrocystis gallica* y *Etectenocystis bohémica*.

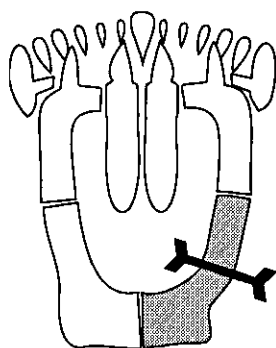


La faceta articular presenta una depresión longitudinal en su porción media, la cual estuvo ocupada presumiblemente por una almohadilla viscoelástica. La unión entre las barras longitudinales dorsales y sus correspondientes ventrales se habría producido mediante largas fibras conectivas que correrían confinadas entre los pilares del estereoma descritos anteriormente. Las fibras correrían por el borde externo y el interno de las facetas articulares quedando la almohadilla entre ambas. en esta articulación no encontramos áreas de inserción muscular ni evidencias de su existencia.

Respecto a esta articulación hay que destacar su carácter rectilíneo y paraxial, permitiendo una movilidad potencial de gran recorrido. Esta

articulación es de tipo bisagra y presenta tan sólo un grado de libertad perpendicular al eje del animal. También debemos señalar la disposición alternada entre las placas del marco superior y las del inferior que contribuye a la rigidez del conjunto.

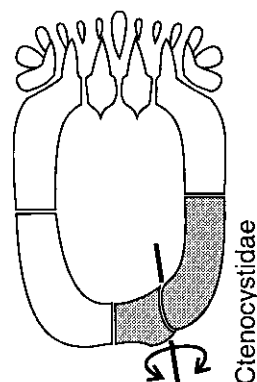
3. Articulación IPI-ILI



Pembrocystidae

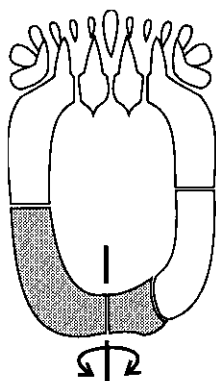
En Pembrocystidae la articulación entre estas placas es similar al descrito en el primer punto y no requiere descripciones adicionales. Por el contrario, en Ctenocystidae esta articulación es oblicua, pues la placa IPI se dispone sobre la placa ILI. La placa ILI de Ctenocystidae es mucho más larga que la correspondiente en

Pembrocystidae y forma más de la mitad del lateral del cuerpo. Esta articulación permite un movimiento relativo entre la placa IPI y la barra inferior izquierda según una articulación en bisagra de orientación paraxial.



Ctenocystidae

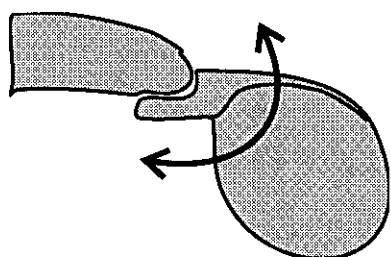
4. Articulación posterior del marco inferior (IPI-IPD)



Las placas posteriores del marco inferior (IPI-IPD) forman el suelo del foramen sifonal por lo que en esta área adelgazan su espesor notablemente. La superficie articular es larga (en sentido ant.-post.), delgada (dorso-ventral) y rectilínea. La orientación de esta articulación, e incluso su posición, coincide aproximadamente con el plano axial del animal, aunque con frecuencia es paraxial. Esta orientación coincide con la orientación de las articulaciones laterales del sistema marginal y con la articulación IPI- barra inferior izquierda descritas anteriormente.

5. Articulación de las placas ctenidiales

Para explicar este tipo de articulación, tomaremos como modelo las placas ctenidiales intermedias, las cuales son placas muy aplanadas y anchas en forma de raqueta o hachuela articulándose mediante un cóndilo con el osículo suspensor al nivel de su ángulo posterior. Estas placas intermedias se articulan con la placa SOD o SOI correspondiente. El borde dorsal de estos osículos es una estructura reforzante de sección triangular con bordes laterales redondeados; se desarrolla desde la apófisis dorsal hasta el ángulo frontal en

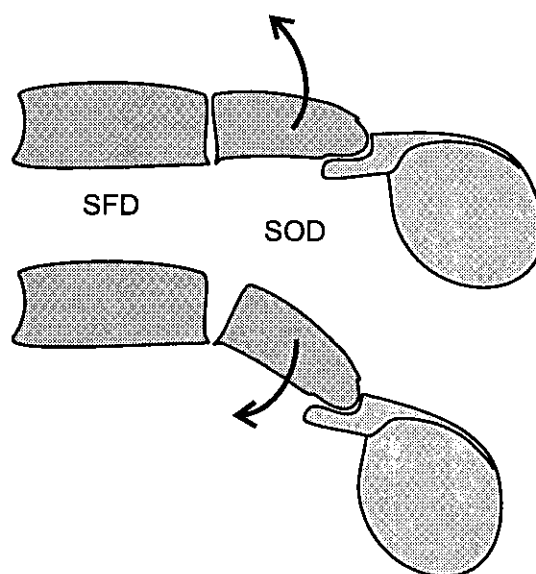


las porciones más distales, sosteniendo y cubriendo externamente la porción más delgada de las lamelas de estas placas. La apófisis ventral siempre se encuentra presente y bien desarrollada, sin embargo, la dorsal salvo en el caso de *Pembrocystis*, es mucho menor, apenas insinuada o incluso ausente. Entre las dos apófisis se inscribe la incisura condilea con un desarrollo de entre 30° y 200° de arco. La apófisis ventral forma una cresta en ambos lados del osículo hacia porciones distales (anteriores), alcanzado el borde dorsal a nivel del cuello del osículo donde se une a él. Las placas ctenidiales de *Pembrocystis*, que poseen apófisis superior de gran desarrollo, se articulan con las placas posteriores (SOD, SOC y SOI) sobre unas superficies articulares de contorno curvo, casi hemi-cilíndricas, con un estereoma superficial muy fino, casi liso. En Ctenocystidae, las placas ctenidiales tienen un labio superior poco desarrollado y las placas posteriores no presentan superficies articulares bien diferenciadas.

Por otra parte, en *Pembrocystis gallica* la placa externa del ctenidio estaba altamente modificada. Esta placa se articulaba sobre la apófisis superior de las placas IFD e IFI y no sobre las placas SOD o SOI como en Ctenocystidae.

6. Articulación posterior de las placas SOD y SOI

En Pembrocystidae no hemos podido describir un tipo de articulación concreto, probablemente el movimiento vertical relativo en las articulaciones SOD-SFD y SOI-SFI era muy limitado por lo que era compensado con el aparente alto grado de movilidad vertical de cada placa ctenidial. Sin embargo, en Ctenocystidae el borde infero-posterior de las placas SOD y SOI es agudo y se articula con las ramas transversales de



las placas SFI y SFD. Esta articulación tiene una orientación transversal, algo oblicua pues el extremo lateral es algo posterior e inferior que el extremo medial. Las articulaciones SOD-SFD y SOI-SFI son rectilíneas. Puesto que las placas SFD y SFI forman parte del marco marginal superior, el movimiento queda restringido al que puedan realizar las placas SOD y SOI que es de elevación y descenso. Los ligamentos que unían ambas facetas articulares eran muy cortos.

7.- Articulaciones en los tegumentos dorsal y ventral

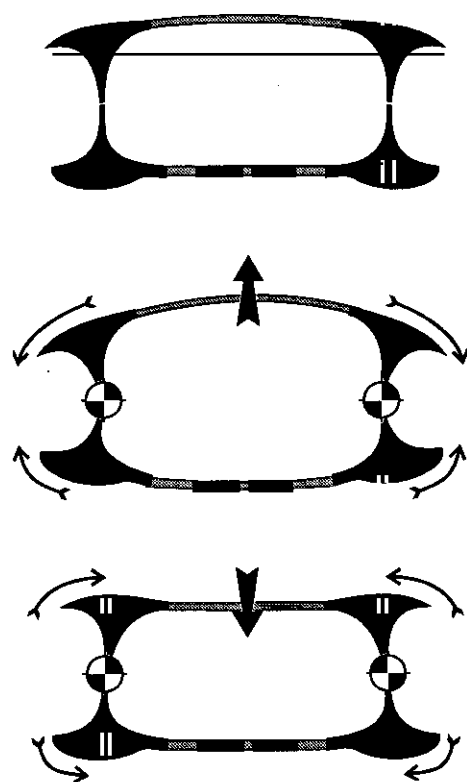
Los tegumentos dorsal y ventral se encuentran integrados por osículos en forma de polea, pequeños, muy gruesos y muy separados entre sí. La distancia entre los osículos varía de una especie a otra pero por lo general es mayor que el diámetro de los osículos. Estos espacios interosiculares estuvieron probablemente ocupados por masas musculares.

En todos los géneros descritos a excepción de *Ctenocystis*, el tegumento inferior es invadido por las lengüetas posteriores de las placas medias del rastrellum (ICI e ICD) haciendo del tegumento ventral una superficie semirrígida. *Etoctenocystis* posee unos osículos muy elongados en sentido

antero-posterior que permitiría la flexión transversal pero no longitudinal. En *Gilcidia* estos osículos son grandes y muy próximos entre sí. Por el contrario, *Ctenocystis* presenta un tegumento ventral grueso y muy flexible, y con osículos muy separados entre sí.

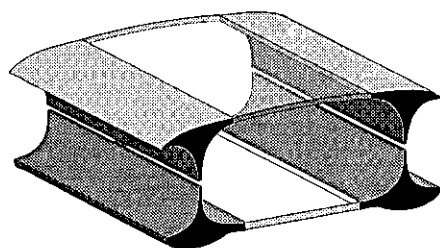
INTERPRETACIÓN FUNCIONAL BIOMECÁNICA

Cuerpo (sistema marginal y estructuras anejas)



En su conjunto, el sistema marginal puede ser comparado con un fuelle. Sin embargo, esta función no es la única existente, el canal lateral externo pudo contribuir a una mayor eficacia hidrodinámica del ctenidio. Este canal está formado por las expansiones laterales externas del cuerpo de las placas marginales, las cuales contribuyen notablemente en la minimización del pandeo horizontal de los marcos marginales, concretamente de las denominadas barras longitudinales.

El sistema marginal está formado por dos marcos de placas superpuestos. Cada marco marginal está formado por dos barras longitudinales separadas por estructuras accesorias. El conjunto de las cuatro barras conforman la forma general del cuerpo. En cada lateral, la barra longitudinal superior se articula directamente sobre la inferior mediante una articulación en bisagra delgada y rectilínea. Las articulaciones en bisagra son subparalelas y tiene una orientación paraxial.

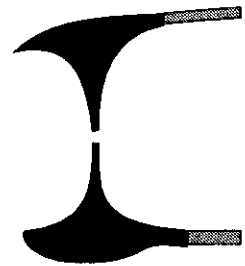


Cada barra longitudinal está formada por un número fijo de placas marginales. Las articulaciones entre estas placas (las articulaciones intramarginales laterales descritas el punto 1 del apartado anterior) son especialmente rígidas, presentando una flexión mínima. La rigidez estructural de las barras es consecuencia de

- la rigidez estructural de estas articulaciones, cortas y extensas
- el perfil en “T” de las placas marginales y por lo tanto de las articulaciones intramarginales

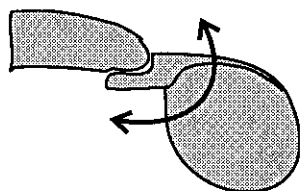
Adicionalmente, debemos tener en cuenta que las barras no están aisladas sino que se encuentran en íntima relación la otra barra del mismo lateral. Las placas de ambas barras se alternan de forma que una articulación es continuada por arriba o por abajo por una placa.

El conjunto de ambas placas tiene por lo tanto un perfil en \mathbb{I} , con las alas (=tramos horizontales) formadas por los cuerpos de las placas marginales y el alma (=tramo vertical) por las crestas de estas placas. Este tipo de perfil es bien conocido en ingeniería por su resistencia a la flexión vertical. En este caso, el alma es articulada permitiendo la oscilación lateral de las alas sin disminuir apreciablemente la resistencia a la flexión vertical.



Los tegumentos dorsal y ventral se encuentran integrado por osículos en forma de polea, pequeños, muy gruesos y muy separados entre sí. La distancia entre los osículos varía de una especie a otra pero por lo general es mayor que el diámetro de los osículos. Estos espacios interosiculares estuvieron probablemente ocupados por masas musculares capaces de efectuar una contracción transversal máxima del 18% en *Gilcidia smithi* y 19% en *Ctenocystis utahensis*.

Ctenidio

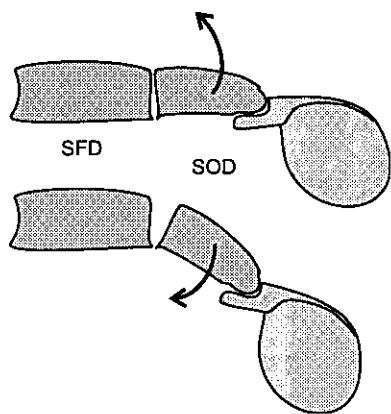


Las placas ctenidiales tienen forma de raqueta y se articulan basalmente mediante una articulación condilea. Este tipo de articulación permite un movimiento angular que modifica la distancia del extremo del osículo con el plano axial del animal, este tipo de articulación posee un único grado de libertad pues la forma y disposición de las superficies articulares sólo permiten realizar movimientos alrededor de un eje único. Podemos distinguir un movimiento de abducción o extensión, donde el extremo del osículo se separa del eje del animal y un movimiento antagónico de adducción o flexión, donde el extremo se aproxima al plano axial.

Sin embargo, no todos los movimientos teóricamente posibles son realizables en la práctica debido a la existencia de factores limitantes que reducirán considerablemente la movilidad de una articulación. Entre estos factores limitantes cabe citar la disposición de los ligamentos, la existencia de almohadillas elásticas (como probablemente sucedió en las articulaciones entre las placas centrales de los Cincta), limitaciones motiles de estructuras efectoras, etc.

En cualquier caso, lo que una articulación puede perder en movilidad lo gana sin duda en fijeza y estabilidad, de tal forma que el trabajo activo del elemento efector, cuando se contrae, no se pierde aunque la articulación haya llegado al límite de su movilidad pues contribuye a su fijación e impide las luxaciones o flexiones articulares laterales, haciendo del conjunto articular un todo rígido.

La rigidez articular lateral de las placas ctenidiales sobre las placas SOD, SOC y SOI, permite la correcta y constante separación entre ellas, sin impedir un ligero movimiento vertical de las mismas. La postura fija constante de las lamelas tiene, como veremos en el apartado sobre hidrodinámica, un evidente significado funcional.



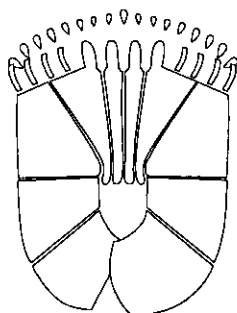
En Ctenocystidae el borde infero-posterior de las placas SOD y SOI es agudo y se articula con el borde infero-anterior de las ramas transversales de las placas SFI y SFD. Esta articulación es lineal y subparalela al eje de inserción de las placas ctenidiales. Esta articulación tiene un único grado de libertad y permite la elevación y descenso del ctenidio. Los ligamentos que unían ambas facetas articulares eran muy cortos, lo cual permitía flexión y evitaba el pandeo ante esfuerzos compresivos. Este movimiento, al situarse el área articular en el borde inferior de las placas, se encuentra restringido por contigüidad (WAINWRIGHT *et al.* 1980).

Los Ctenocystidae eran, por lo tanto, capaces de mover verticalmente el ctenidio como un conjunto unitario a excepción de las placas ctenidiales que se articulaban sobre la placa SOC, las de menor tamaño y en número de una a tres por batería lateral. Este movimiento vertical estaba limitado por contigüidad de estructuras a un descenso desde la horizontal de unos 40-60°. El descenso del ctenidio hacia disminuir la distancia existente entre las placas ctenidiales externas y, en cierta medida, impediría el funcionamiento de esta estructura (ver apartado sobre hidrodinámica).

Para Pembrocystidae no hemos podido describir un tipo de articulación concreto, probablemente el movimiento vertical relativo en las articulaciones SOD-SFD y SOI-SFI era limitado por lo que era compensado con el aparente alto grado de movilidad vertical de cada placa ctenidial. Por otra parte, la placa externa del ctenidio se articulaba sobre la apófisis superior de las placas IFD e IFI y no sobre las placas SOD o SOI. Estas placas ctenidiales se encontraban muy modificadas y probablemente actuaron como deflectores (ver apartado sobre hidrodinámica).

2. PATRÓN MORFOLÓGICO MONOZONIDA (género *Courtessolea*)

ESTRUCTURA GENERAL



Al igual que en el caso de los Dizonida, el cuerpo de un Monozonida puede dividirse desde un punto de vista estructural en sistema marginal y el ctenidio.

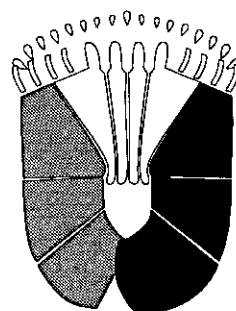
El ctenidio

El ctenidio es aplanado rodeando casi completamente la boca. La estructura de las placas ctenidiales es similar a la descrita para Dizonida, con modificaciones en la forma de las placas ctenidiales ventrales que son mayores, de laterales uniformemente paralelos y borde externo cóncavo. Probablemente estas diferencias eran debidas a su ubicación próxima al sustrato.

Una diferencia notable es la existencia de osículos SOD y SOI múltiples. Otras diferencias de importancia serán discutidas en el apartado sobre hidrodinámica y se refieren a la posición de las áreas exhalantes, una para cada espacio inter-ctenidial.

El sistema marginal

Los Ctenocystoideos Monozonida, y de ahí su nombre, tienen un único marco inferior. Este marco es muy robusto y se encuentra claramente dividido en dos barras longitudinales de tres placas cada una (ver punto 1 a continuación) que establecen contacto posteriormente en la línea media del animal (ver punto 2 a continuación).



ARTICULACIONES

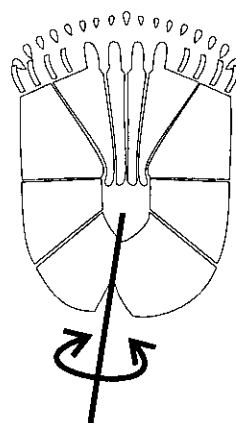
1.- *Articulación intramarginal*

Las tres placas marginales de cada lateral forman sendas barras longitudinales. Estas barras no son rectilíneas como en el caso de los Dizonida. No es necesario pues se articulan directamente con el tegumento supracentral (=dorsal) sin formar una articulación en bisagra (que sí debe ser rectilínea) como en Dizonida.

Las dos articulaciones intramarginales de cada barra longitudinal son rígidas. Este anquilosamiento está garantizado por la gran extensión de la superficie articular y por las porciones laminares ventrales que ocupan gran parte del campo infracentral (=ventral) evitando el pandeo horizontal de las barras.

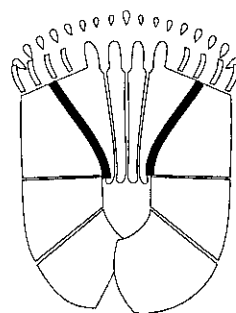
2.- *Articulación posterior de las barras marginales*

La superficie articular se encuentra restringida a una pequeña área, que es muy aplanada ya que justo encima se encuentra la escotadura sifonal. Esta articulación permite a las barras marginales un movimiento angular lateral relativamente pequeño.



3.- *Articulación entre el rastrellum y las barras marginales*

El cuerpo de las placas del rastrellum actúa probablemente como un elemento rigidizante evitando así un pandeo excesivo tanto entre las placas del rastrellum como entre las placas externas del mismo y las barras longitudinales.



4.- Articulación SOD-SOC-SOI

Este conjunto articular forma el techo de la boca y la única estructura robusta de la parte superior del cuerpo.

5.- Articulación de las placas ctenidiales

Similar a las descritas para Dizonida (ver punto 5 en articulaciones de Dizonida)

6.- Articulación de los tegumentos superior e inferior

Los osículos del tegumento superior son aparentemente pequeños y esferoidales. Estos osículos se disponen apretadamente unos a otros, pero dado su tamaño muy pequeño, este tegumento sería flexible.

El tegumento inferior tiene una extensión muy pequeña, siendo casi residual; si bien, permitiría el movimiento relativo entre las barras laterales.

INTERPRETACIÓN FUNCIONAL

El sistema marginal en Monozonida está formado por dos barras longitudinales. Estas barras se encuentran algo curvadas. En Dizonida las barras eran rectilíneas para poder articularse las ventrales sobre las dorsales, pero este no es el caso en Monozonida. Las barras garantizan su rigidez estructural

- por la forma triangular de su sección
- por la gran superficie articular intramarginal (punto 1 del apartado anterior)
- por las porciones laminares ventrales que actúan como contrafuertes

evitando el pandeo local.

Las barras presentan dos zonas que las interconectan y mantienen en su posición correcta:

- el área articular posterior (punto 2 del apartado anterior)
- el rastrellum (punto 3 del apartado anterior)

Ambas áreas articulares permitirían el movimiento vertical angular relativo entre ambas barras longitudinales.

El tegumento dorsal probablemente debió ser musculoso y los osículos quedarían embutidos en este tegumento. La contracción del tegumento dorsal minimizaría su superficie aumentando la tensión en los bordes superiores del marco marginal. La forma curvada de las barras longitudinales minimizaría el pandeo al actuar las placas marginales como dovelas distribuyendo los esfuerzos tensionales. Ante la contracción del tegumento dorsal, la única posibilidad de movimiento existente es el giro de las barras laterales las cuales pivotarían sobre las articulaciones existentes entre ellas (ver puntos 1 y 2 descritos en articulaciones).

Este movimiento reduciría el volumen de la cavidad corporal impeliendo el agua contenida en la faringe hacia los orificios de salida. Probablemente una válvula, similar a la glotis, impediría el retorno del agua inhalada. La salida se efectuaría tan solo por el cono sifonal que actuaría como una tobera.

Al cesar la contracción del tegumento dorsal, el cuerpo alcanzaría su forma original espontáneamente sin gastos adicionales ya que este movimiento se efectuaría por recuperación elástica de las articulaciones de las barras longitudinales. La recuperación de la forma original es concomitante al aumento del volumen corporal. Si el cono sifonal en esta fase se cerrara tal y como suele aparecer en los fósiles, funcionaría como una válvula evitando el retorno de agua por lo que para que la faringe recuperara su volumen, el agua debería entrar necesariamente por la boca. Esto es lógico pues el único elemento capaz de producir una compensación de la presión hidrostática sería

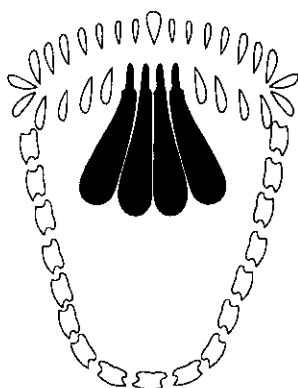
el tegumento dorsal y también es el único capaz de producir los cambios en el volumen corporal.

Otro mecanismo diferente podría ser la contracción de la propia faringe mediante la contracción de la musculatura de sus paredes. Este mecanismo, del que no puede desestimarse su existencia, no justificaría la estructura de los elementos esqueléticos del cuerpo. En nuestra opinión, este mecanismo supuesto podría contribuir al mantenimiento del momento hidrodinámico de chorro de agua exhalado, optimizando la propulsión a chorro.

3. PATRÓN MORFOLÓGICO PLEUROZONIDA (género *Jugoszovia*)

ESTRUCTURA GENERAL

Aparato ctenidial



El aparato ctenidial presenta una modificación importante respecto a los dos patrones precedentes ya que el rastrellum es completamente independiente del sistema marginal. El ctenidio es muy similar al que presenta *Monozonida* si bien no hay mas diferencias entre las placas ctenidiales dorsales y las ventrales que un ligero cambio de tamaño.

El ctenidio forma un anillo alrededor de la boca, interrumpiéndose por el rastrellum cuyos cuatro dientes no se diferencian mucho de las placas ctenidiales adyacentes. Este anillo tiene un contorno reniforme.

Las placas ctenidiales se articulan sobre la placa SOC y sobre unas placas SOC y SOI múltiples y arrosariadas. Cada osículo individual es redondeado y distintivo. En apariencia estos osículos se encuentran integrados en el tegumento corporal.

Cuerpo

El cuerpo de *Pleurozonida* es corto y de aspecto troncocónico y rechoncho, más corto que largo. El sistema marginal es complejo. Se encuentra formado por tres bandas horizontales distintivas. La superior y la inferior forman respectivamente los marcos marginales superior e inferior. Ambos marcos están formados por osículos arrosariados de tamaño pequeño oblongos o reniformes. La banda que separa ambos marcos está formada por osículos aciculares dispuestos en empalizada, cada uno de menor longitud que la anchura de la banda. Aparentemente, en



esta banda aparecen zonas horizontales flexibles. En el extremo posterior de esta banda intermedia se sitúa el cono sifonal.

Los tegumentos dorsal y ventral son similares y se encuentran formados por placas poligonales de gran tamaño pero muy finas. Estas placas se disponen muy próximas entre sí.

ARTICULACIONES

1.- Articulación intramarginal

La estructura en bandas horizontales hace de este tipo de sistema marginal algo único. La articulación entre los osículos del marco marginal superior es laxa. Algo semejante ocurre con el marco marginal inferior; sin embargo, al ser estos osículos más robustos que los del marco superior la estructura resultante es igualmente más robusta. La banda intermedia está formada por osículos aciculares dispuestos en empalizada oblicua. Los osículos aciculares no recorren la banda en su totalidad, sino que aparecen unas zonas horizontales de flexión. En cualquier caso esta flexión no debió ser muy grande pero si suficiente como para garantizar un cambio en el volumen corporal.

2.- Articulación tegumentaria

Las placas tegumentarias dorsales y ventrales son muy finas. La naturaleza de las articulaciones entre ellas no es bien conocida, si bien parece ser moderadamente móvil. En cualquier caso, la delgadez de este tegumento no impediría un cierto pandeo ante esfuerzos laterales compresivos.

3.- Articulación ctenidial

La articulación de estas placas se realiza, al igual que en *Monozonida* y

Dizonida, mediante una articulación condilea moderadamente ancha. Estas placas carecen de la apófisis condilea superior. La articulación se realiza, en la cara dorsal, sobre las placas SOD y SOI que son múltiples. Algunas placas ctenidiales mediales se articulan directamente sobre la placa SOC.

Las placas ctenidiales se disponen apretadamente unas junto a las otras; como la anchura máxima se encuentra en su base, justo en la apófisis condilea inferior, la separación entre las lamelas está garantizada.

4.- Articulación SOD-SOI

Las placas SOD y SOI son múltiples. Los osículos que las integran son oblongos y se disponen en una fila transversal en el borde anterior del tegumento dorsal desde los laterales de la placa SOC hasta el marco marginal superior. Estas placas se disponen apretadamente las unas respecto a las otras y debieron estar articuladas mediante uniones flexibles.

5.- Articulaciones tegumentarias

Los tegumentos dorsal y ventral están formados por placas grandes, muy finas y poligonales que apenas dejaban espacio entre ellas. La unión entre estas placas no debió ser muy rígida si bien las posibilidades de movimiento de estos tegumentos debieron estar limitada al pandeo.

6.- Articulaciones del rastrellum

El rastrellum de Pleurozonida está formado por cuatro osículos similares entre sí. Las articulaciones entre ellos son finas (dors.-ventr.) y lineales. El cuerpo de estas placas es estrecho (ant.-post.) y algo elevado, por lo que actuaría como elemento rigidizante del conjunto.

INTERPRETACIÓN FUNCIONAL

El ctenidio tiene una forma general reniforme, con la concavidad ventral. Puesto que el cuerpo es relativamente flexible, la rigidez del ctenidio viene dada por la firme unión entre las bases de las placas ctenidiales reforzada por las placas SOD y SOI que se sitúan en el dorso del animal inmediatamente por detrás del conjunto de las placas del ctenidio. A esta rigidez contribuiría también el rastrellum y la placa SOC. A este respecto hay que destacar la abundancia de fósiles de ctenidios completos aislados, desprovistos de su cuerpo. La rigidez de este anillo mantendría a las lamelas con una separación constante.

Respecto al movimiento relativo del ctenidio estaría limitado a la pivotación de las placas ctenidiales en su base, o lo que es lo mismo, respecto al anillo estructural perioral que forma el conjunto de las bases de las placas ctenidiales. De forma que una contracción transversal del cuerpo podría abrir algo el ctenidio; la distancia entre las placas variaría apenas unos micrómetros pero el canal central previo a la boca sería mucho mayor.

El cuerpo es corto, mucho más corto que la anchura total del ctenidio y tiene un aspecto rechoncho. Los tegumentos dorsal y ventral apenas tienen capacidad de variar su tamaño, ya que las placas se encuentran muy próximas entre sí (aparentemente en contacto). El grado de movimiento de estos tegumentos se limitaría a un ligero pandeo. Sin embargo, el sistema marginal tiene capacidad de movimiento.

El sistema marginal está formado por tres bandas horizontales bien definidas. La superior y la inferior representan un sistema marginal formado por osículos oblongos mucho más gruesos que los tegumentos adyacentes. La banda media representa una superficie tegumentaria flexible compuesta por osículos aciculares dispuestos en empalizada.

En su conjunto, el cuerpo funcionaría como un fuelle en el que el tegumento dorsal con el marco superior forman una tapa, el tegumento ventral con el marco inferior forman la otra y finalmente la banda de osículos

aciculares forma la membrana. Los únicos puntos de inserción muscular posibles se situarían en la cara interna de los osículos marginales. La existencia de esta musculatura podría ofrecer, al contraerse, una reducción del volumen corporal en torno al 8%, muy inferior al previsto para Dizonida y Monozonida. Un mecanismo adicional sería la contracción de la faringe, pero sobre este particular no podemos hacer estimaciones ya que no disponemos evidencias sobre la anatomía interna en Pleurozonida. Si bien es fácil de imaginar que una contracción de las paredes faríngeas podría vaciar completamente la faringe (JEFFERIES com. pers.).

4. PATRÓN MORFOLÓGICO AZONIDA (género *Conollia*)

ESTRUCTURA GENERAL

La estructura y disposición de las placas en este tipo morfológico es radicalmente distinta a la existente en los otros tipos. El cuerpo carece de marco marginal y es de sección oblonga. El ctenidio ha incorporado completamente al rastrellum que ha perdido su singularidad.

Cuerpo

El cuerpo es alargado y de sección oblonga. El esqueleto tegumentario se encuentra integrado por placas poligonales planas, muy finas y extensas. Las placas presentan proyecciones espiniformes. Las espinas tienen diferente tamaño y grosor. Las más gruesas se concentran en parte anterior de la cara ventral. En esta zona también hay espinas muy finas, las cuales cubren la totalidad del cuerpo. Las espinas tienen su base perpendicular a la superficie de la placa pero inmediatamente se abaten hacia atrás.

Ctenidio

El ctenidio tiene aspecto hemisférico. En posición dorsal sobresale el gran rostro laminar de la placa SOC a manera de carena. El cuerpo de esta placa es muy reducido. Las placas ctenidiales tienen la base modificada. La apófisis ventral ha desarrollado en una lámina lateral (ala) que se apoya sobre la apófisis de la placa ctenidial adyacente formando una firme estructura anular.

ARTICULACIONES

1.- Articulación de las placas del Ctenidio

Las bases de las placas ctenidiales han sido altamente modificadas. La apófisis inferior es asimétrica, laminar, de contorno cuadrangular, ligeramente convexa, extendiéndose hacia el dorso del animal. Estas expansiones reciben el nombre de alas. Las alas se apoyan sobre la placa adyacente situada hacia la placa SOC y pueden alcanzar incluso a la siguiente. El conjunto forma un anillo de dos o tres láminas imbricadas. Estas láminas, a juzgar por la microestructura de sus superficies debieron estar firmemente unidas por fibras conectivas.

Las dos placas ventrales (ICI e ICD) aparentente tienen soldadas sus apófisis en la línea media. Sus alas cubren a las siguientes placas (IFI e IFD), las de estas a las siguientes y así hasta alcanzar por la derecha y por la izquierda a la placa SOC. La primera placa ctenidial de cada serie lateral cubre a su vez el cuerpo de la placa SOC que es muy reducido. El conjunto forma un anillo semirígido visible externamente como una constricción (gollete).

2.- Placas SOD-SOI ?

Situándose por encima del anillo se encuentran una espinas de gran tamaño que aparentemente no están asociadas con el tegumento corporal y que podrían ser interpretadas como las placas SOD y SOI. Estas espinas tienen una base expandida de contorno irregular casi circular. La base de estas espinas es aplanada y mediante ella debieron fijarse al gollete mediante fibras cortas.

3.- Placas del tegumento corporal

Las placas del tegumento corporal son planas muy finas y de gran extensión. Estan formadas por una capa simple de estereoma retiforme, si bien en las proximidades de las espinas la porosidad disminuye y debiera hablarse

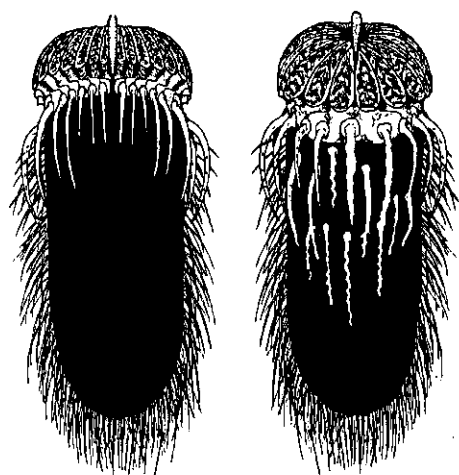
más apropiadamente de estereoma perforado. Los bordes de estas placas son muy delicados y apenas se han preservado en los fósiles. Estas placas no se imbricaban como ocurre en los Holturoideos Psolidae, sino que se disponían unas junto a las otras. El conjunto debió ser un tegumento flexible en el que el tejido conectivo debió ser relativamente grueso y las placas se encontraban embutidas en él.

4.- Articulación de las espinas corporales

Salvo la considerada en el punto 2, no existe esta articulación. Las espinas corporales no son elementos independientes de las placas, sino que son expansiones de las mismas. Se ha introducido este punto para aclarar este concepto, ya que por analogía con equinoideos puede producirse esta confusión.

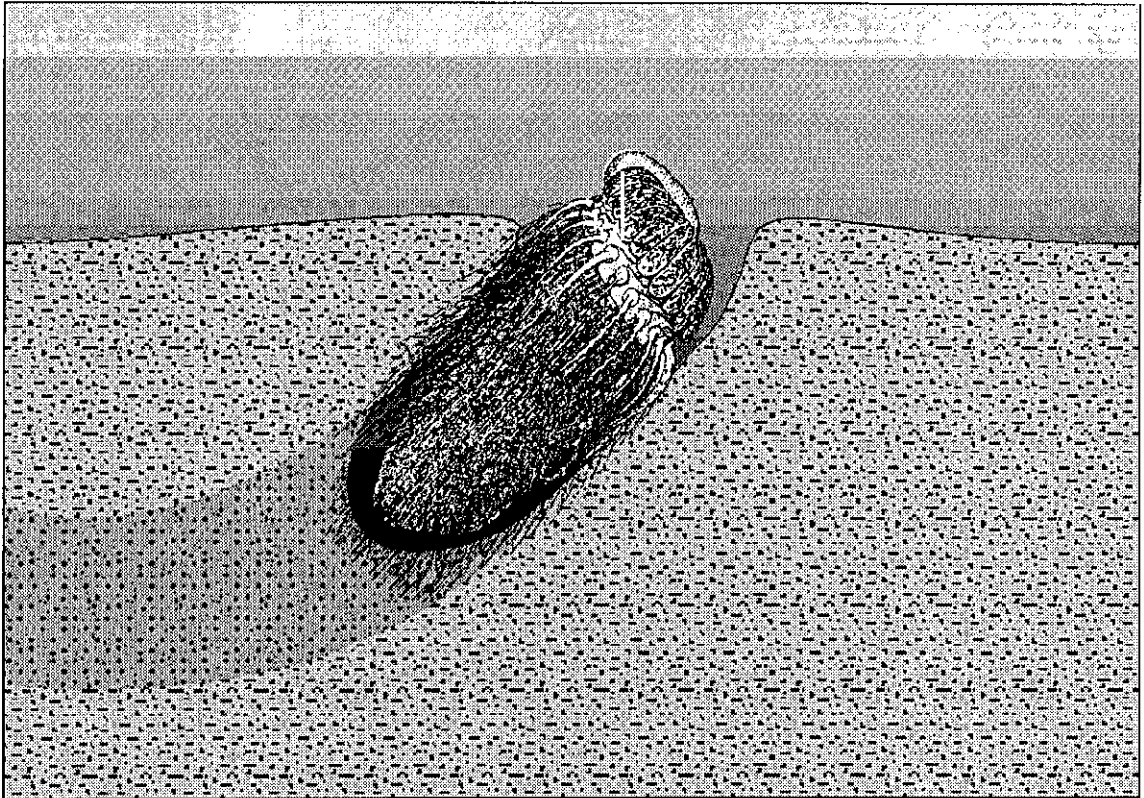
INTERPRETACIÓN FUNCIONAL

Cuerpo



El cuerpo de Azonida es muy elongado y de sección cilíndrica u oblonga, quizás algo aplanada ventralmente. Se encuentra formado por placas de gran tamaño y muy finas. Las uniones entre las placas del tegumento corporal no debieron ser muy consistentes. Por analogía con algunas holoturias, en las que se encuentran placas de estructura similar, el tegumento debió ser grueso y probablemente de consistencia correosa. Las

placas del tegumento no se disponen en bandas ni se imbrican por lo que las posibilidades de deformaciones importantes debieron ser limitadas, sin embargo permitirían movimientos ondulatorios (tipo peristáltico).



Modo de vida de *Conollia* como organismo infaunal

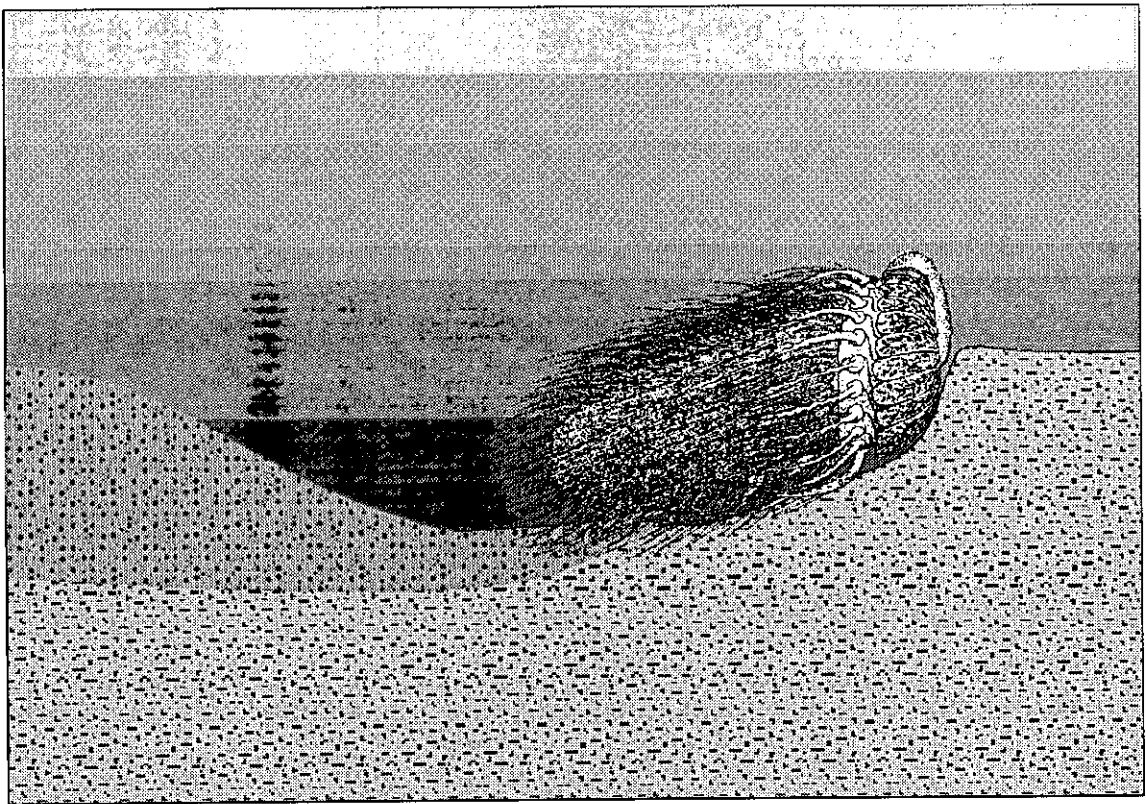
La superficie externa de las placas presentan expansiones espiniformes que a manera de orla o capa rodeaban el cuerpo. La porción basal de cada espina es perpendicular a la superficie corporal pero rápidamente se dirigen hacia atrás. Las espinas son muy largas y tienen un trazado paralelo a la superficie corporal. Las espinas pueden ser lisas o presentar tuberculos o espinas laterales. Por otra parte, las espinas se diferencian por su complexión. Las de mayor tamaño (de hasta diez veces el diámetro de las menores) son muy robustas y se sitúan preferentemente en la parte anterior de la cara ventral del animal. El tamaño de las espinas decrece hacia el dorso y zona posterior del animal.

Las espinas debieron aumentar la capacidad de adhesión del animal (V. BUENCUERPO, com. personal) permitiendo que se fijara al sustrato más eficazmente por adhesión al aumentar la superficie neta de contacto.

La forma, disposición y orientación retrodirigida de las espinas, así como la de las espinas laterales de las mismas recuerda a un arpón. Este tipo de

estructuras es conocida en las envueltas de las semillas de gramíneas o en las espinas de puercoespines (Rodentia, *Hystrix*) y sirven respectivamente para penetrar fácilmente en el sustrato o en la carne de los atacantes. Si el tegumento era capaz de producir algún tipo de movimiento, las espinas podrían resbalar sobre el sustrato fácilmente en un sentido pero no en el contrario con lo que el animal podría avanzar de forma similar a como lo hacen los oligoquetos. En el caso de *Hystrix* este movimiento no lo produce la espina sino que son los propios movimientos de la víctima los que la hacen progresar a velocidades de hasta 2 cm por hora.

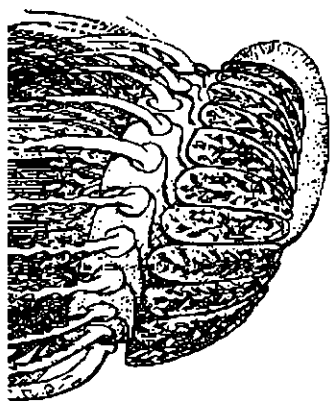
Las espinas de *Conollia* y la consistencia del tegumento sugieren un modo de vida muy vinculado con el sustrato, posiblemente endobionte. Sin embargo, la forma de la sección del cuerpo, algo aplanada ventralmente, así como la situación de las espinas de gran tamaño en la zona ventral anterior sugieren que es esta zona la que habitualmente tuvo más relación con el sustrato. Sin embargo, un organismo con un modo de vida completamente



Modo de vida de *Conollia* como organismo epifaunal

endobionte tiende, por lo común, a tener una sección cilíndrica y no polarizada dorsoventralmente. Por otro lado, por la función hidrodinámica propuesta para el ctenidio, nos inclinamos por un modo de vida semi-infaunal.

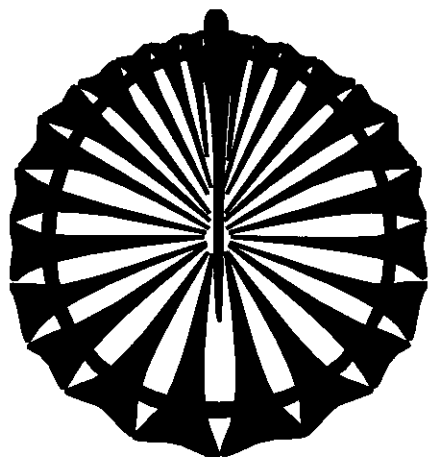
Ctenidio



El ctenidio está completamente frontalizado si bien se encuentra más desarrollado en sus porciones ventrales que en las dorsales. El tipo de articulación existente entre las apófisis posteriores de las placas ctenidiales (ver punto 1 en el apartado Articulaciones de Azonida) forma una estructura semirrígida que permite mantener las lamelas de las placas del ctenidio (=placas ctenidiales+rastrellum) en una posición correcta al impedir los movimientos laterales

de las lamelas. El mantenimiento de una distancia casi constante entre las lamelas es fundamental para la función hidrodinámica propuesta de bombas ciliares.

El anillo pudo servir además como punto de pivotación de las placas ctenidiales, de forma que una leve torsión toroidal del mismo podría abrir o cerrar el ctenidio como si de una flor se tratara. Este movimiento debió ser muy ligero, lo justo como para aproximar o alejar ligeramente los bordes externos de las lamelas y cerrar o abrir el acceso de agua. Dentro del rango de movimiento estimado la distancia entre las lamelas sería, en la práctica, constante. El enorme rostro de la placa SOC se extiende ventralmente hasta ubicarse casi entre las lamelas de las placas ICI e ICD, de manera que compartimenta los espacios interlamelares. Por otra parte, el borde



Sección esquemática del ctenidio de *Conollia*

superior que tiene forma de carena podría indicar la máxima apertura posible de las placas ctenidiales dorsales.

Este anillo cumple otra función adicional, pues sirve para mantener la forma del cuerpo relativamente blando que tuvieron estos animales.

HIDRODINÁMICA

ELEMENTOS DE MECÁNICA DE FLUIDOS

Cambios en velocidad de flujo por cambios en el área de la sección

En un sistema de canalizaciones rige el principio de continuidad según el cual el volumen de entrada en el sistema debe ser igual al volumen de salida,

$$\frac{S_1 \, dl_1}{dt} = \frac{S_2 \, dl_2}{dt}$$

donde S_i es el área de la sección, dl_i es la longitud infinitesimal del volumen de fluido considerado en la superficie S_i . Como dl/dt es una velocidad, entonces

$$S_1 \, U_1 = S_2 \, U_2$$

Considerando un sistema de canalizaciones ramificados, siguiendo el anterior razonamiento mediante un argumento puramente geométrico

$$\sum S_1 \, U_1 = \sum S_2 \, U_2$$

Así, una variación en la sección es concomitante a una variación en la velocidad de flujo.

Sistemas de descarga

Los sistemas de descarga permiten incrementar la velocidad y coherencia del flujo exhalante, minimizando la recirculación innecesaria

(BIDDLE 1923) . Obviamente, la entrada únicamente de fluido no filtrado resultará ser óptima para una eficaz separación de las partículas en suspensión. La velocidad de descarga puede aumentarse mediante una severa constricción del área exhalante. No obstante, el área de salida no puede ser disminuida indefinidamente debido a que el área de contacto con el fluido, o en su caso de las paredes circundantes en contacto con el chorro exhalado, puede ser demasiado grande respecto al volumen del propio chorro provocando un incremento desmesurado del momento del flujo. Por ello, una mejora sustancial se obtendrá al unir varios sistemas exhalantes y así optimizar las velocidades de descarga. Tal es la solución alcanzada en las colonias de *Botryllus* (Tunicata) en las que varios individuos han unido sus sifones exhalantes en un sifón comunitario único (VOGEL 1994).

En terminos energéticos, los sistemas musculares de bombeo resultan ser mucho más eficaces que los sistemas de bombeo por cilios o flagelos a velocidades normales o elevadas; sin embargo, cuando consideramos velocidades de flujo reducidas y grandes volúmenes de fluido impulsados, especialmente cuando las funciones de bombeo y filtrado se han combinado, el sistema de bombeo por cilios o flagelos es notablemente más eficaz que el muscular (LA BARBERA y VOGEL 1982).

La presencia de epitelios ciliados en una batería de láminas permite disponer de un sistema compacto de bombeo con un flujo de baja velocidad. El sistema ha sido descrito en lamelibranquios (NIELSEN *et al.* 1993) y resulta ser sorprendentemente eficaz. En estos organismos el sistema de láminas se encuentra situado entre un sistema inhalante y un sistema exhalante. En aquellas especies infaunales ambos sistemas se abren al exterior por medio de sifones, siendo el inhalante mucho mayor que el exhalante. Sin embargo, en especies epibentónicas como *Mytilus*, estos quedan limitados a áreas de entrada y áreas de salida.

Flujo entre paredes

Asumiendo que las láminas se encuentran mucho más próximas entre sí que la anchura total del canal, o lo que es lo mismo, asumiendo una extensión notable de las láminas, desestimaremos el efecto producido en los bordes de estas. La distancia (h) entre las láminas será $h=2a$, siendo $h=0$ en el punto medio y las paredes situadas a $h=a$ de este punto medio. La velocidad a una distancia h de las paredes (U_h) en un patrón de flujo laminar (con un perfil parabólico) será

$$U_h = \frac{\Delta p (a^2 - h^2)}{2\mu l}$$

Y por lo tanto el caudal total (Q) será

$$Q = \frac{\Delta p w d^3}{12\mu l}$$

donde w es la anchura del canal, l es la longitud, Δp representa el incremento de presión, μ la viscosidad dinámica y d es la distancia entre las paredes que confinan el flujo. Por otra parte la velocidad máxima del flujo entre placas vendrá dada por la expresión

$$U_{\max} = \frac{\Delta p a^2}{2\mu l}$$

Si admitimos un perfil de flujo parabólico la velocidad media de flujo será

$$\overline{U} = \frac{\Delta p a^2}{3\mu l}$$

El flujo entre paredes paralelas permite un intercambio eficaz aunque debido a la distribución diferencial de presiones el sistema de canales debe ser más robusto que un sistema de canal circular.

Las formulas anteriores asumen la existencia de un flujo con un perfil de velocidades parabólico ya establecido; sin embargo, el establecimiento de este regimen laminar debe quedar establecido a una cierta distancia de la entrada al sistema. Esta distancia necesaria para que el flujo laminar quede perfectamente establecido queda expresada en unidades de anchura del canal (h) como

$$\frac{L'}{h} = 0,058 Re$$

Siendo Re el número de Reynolds.

Cálculo del número de Reynolds

El número de Reynolds es adimensional y es un valioso indicador de las condiciones de flujo que permite comparar eficazmente patrones de flujo. Debemos destacar que la equivalencia de las fuerzas existentes en dos flujos no es lo mismo que la existencia de patrones de flujo equivalentes. El número de Reynolds se calcula como

$$Re = \frac{\overline{\rho l U}}{\mu} = \frac{1}{\nu} l U$$

donde ν es la viscosidad cinemática, μ es la viscosidad dinámica, U es la velocidad de flujo y l la longitud característica, la cual se refiere a una medida lineal del cuerpo analizado. En condiciones normales de temperatura y salinidad podemos dar al agua marina un valores de $\nu = 10^{-2} \text{ cm}^2 \text{ s}^{-1}$ y $\mu = 10^{-2} \text{ g cm}^{-1} \text{ s}^{-1}$.

Con respecto a la longitud característica, su elección es materia de convencion. Así, para un conducto circular se emplea el diámetro mientras que para un sólido sumergido o para la circulación entre láminas paralelas se suele emplear la máxima longitud existente en la dirección del flujo. La elección de una u otra longitud característica es por convencion, pero obviamente debe ser mantenido un mismo tipo de medida en los regimenes de flujo a comparar.

Una simplificación de los valores del número de Reynolds indica que a valores muy bajos dominan las fuerzas viscosas, mientras que a valores altos lo que dominan son las fuerzas inerciales. En otras palabras, como generalidad podemos considerar que a bajos Re existen flujos laminares y a altos Re flujos turbulentos; en valores intermedios ambos tipos de flujo coexisten. En cualquier caso la transición de un regimen de flujo laminar a turbulento se produce por la existencia de inestabilidades que rompen la simetría del flujo laminar (M. TORRES com. pers.). Minimizando estas perturbaciones podemos llegar a obtener flujos laminares a Re altísimos.

A bajo número de Reynods el gradiente de velocidad es muy amplio y la porción de fluido más proxima al cuerpo queda adherida a éste, moviéndose junto a él, de manera que una corriente libre sólo se desarrolla lejos del objeto. Por este motivo, para impulsarse en estas condiciones es necesario extender un organo impulsor más alla de la región de gradiente. Si el órgano es un cilio, el gradiente debe ser corto y debe realizarse mucho esfuerzo para vencer la fricción superficial. La manera más eficaz de reducir drásticamente la fricción viscosa de un epitelio es cubrirlo de cilios. Así aparecen las bandas o incluso superficies completamente ciliadas en muchos organismos (VOGEL 1994).

ANÁLISIS HIDRODINÁMICO DEL CTENIDIO

Siguiendo el método del paradigma, construimos dos modelos teóricos del ctenidio que se corresponden con los patrones morfológicos Dizonida y Azónida. Se han considerado estos dos tipos morfológicos por ser los que presentan áreas inhalantes y exhalantes bien definidas y separadas entre sí. Desde un punto de vista meramente funcional los ctenidios de Monozonida y Pleurozónia son similares, pero presentan problemas de cálculo al no existir una separación neta entre las áreas inhalantes y exhalantes.

En esencia, podemos crear un modelo del ctenidio como dos sistemas bilateralmente simétricos e independientes. Cada sistema se encuentra formado por una batería o serie de láminas paralelas cuyo tamaño, o más concretamente su superficie, varía de un extremo a otro de la serie. Estas láminas dejan pequeños espacios entre ellas que varían su anchura a lo largo de la serie. Las superficies de cada lámina, como sugiere la microestructura estereomica de las lamelas, debieron estar recubiertas por un epitelio ciliado, de tal manera que el sistema podría funcionar como una bomba impulsora. Al mismo tiempo, debió existir un mecanismo de separación de la fracción sólida, el cual era probablemente una lámina mucosa que se desplazaba hacia la boca conforme el animal ingería y/o segregaba el mucus.

Respecto a las posibles vías de entrada y salida de efluente en el ctenidio hemos encontrado tres modelos básicos:

- ▶ En Pleurozonida y Monozonida no existe una separación neta entre el área inhalante y el área exhalante. Posteriormente discutiremos las diferentes hipótesis interpretativas.
- ▶ En Azonida existe una separación neta entre el área de carga (inhalante) y la de descarga (exhalante). El área inhalante queda limitada por los bordes anteriores de dos placas consecutivas. El área exhalante se sitúa en el gollete, por debajo del borde externo de las placas e igualmente se encuentra limitada por los bordes anteriores de dos placas consecutivas. Cada celdilla (espacio limitado entre dos

placas ctenidiales consecutivas) posee un área inhalante frontal y otra exhalante posterior.

- Finalmente, en Dizonida cada celdilla tiene un área inhalante pero el área exhalante es confluyente. El espacio prebucal sirve de colector canalizando las corrientes de agua hacia los laterales donde se encuentran sendos espacios exhalantes.

En Dizonida y Azonida se identifican claramente las áreas inhalantes y las exhalantes, no ocurre lo mismo en los otros dos patrones morfológicos. Para Pleurozonida y Azonida hemos manejado las siguientes hipótesis:

- 1.- el área inhalante es la totalidad de los espacios limitados por los bordes externos de las placas del ctenidio. No existiría un área exhalante como tal, el animal ingeriría la totalidad del efluente expulsándolo por el sifón.
- 2.- el área inhalante es la totalidad de los espacios limitados por los bordes externos de las placas del ctenidio. El área exhalante se situaría en la zona frontal media, en el espacio existente entre las placas del ctenidio y los dientes anteriores del rastrellum.
- 3.- igual que la anterior pero invirtiendo la dirección de flujo.
- 4.- el área inhalante ocuparía la casi totalidad de los espacios limitados por los bordes externos de las placas del ctenidio. El área exhalante se sitúa en la base del ctenidio, en el área posterior de este.

ANÁLISIS DEL CTENIDIO DE LOS DIZONIDA

En los Dizonida la batería de placas ctenidiales forman dos series laterales. Cada serie se encuentra formada por 7-9 placas ctenidiales. Las placas son muy diferentes en tamaño, siendo la interna de casi un tercio del tamaño que la externa. La placa más externa es mucho mayor que las demás y

de diferente forma presentando un alabeo considerable; en su porción posterior existe un hueco de gran tamaño que se continua posteriormente con el canal lateral de la teca. La separación entre placas es casi constante, situándose entre 180 y 250 μm de tal manera que en las especies de mayor tamaño la distancia es similar a la existente en las de menor tamaño. La diferencia neta de tamaños queda regulada por un mayor número de placas en el ctenidio o en un engrosamiento de las placas en aquellas forma de mayor talla.

Como paradigma hemos considerado un sistema de placas paralelas que delimitan espacios uniformes de entre 130 y 200 μm . En *Pembrocystis*, los espacios comprendidos entre la placa ctenidial externa y la inmediatamente anterior es de 266 μm , cuando los espacios interplaca anteriores son de 200 μm , lo cual puede ser consecuencia de la forma muy modificada de esta placa. La extensión longitud y anchura de estos espacios sigue una variación lineal. Los canales interplacas desembocan en un colector que canaliza el agua hacia el canal lateral de descarga. Adicionalmente se considera una constricción en el área de carga inmediatamente anterior al espacio de anchura uniforme que separa las placas.

Las lamelas de las placas ctenidiales probablemente debieron estar recubiertas por un epitelio ciliado. Su superficie es muy diferente a la superficie general externa del esqueleto así como de la superficie ofrecida hacia la cavidad corporal. El tipo de estereoma es compatible con la hipótesis propuesta de soporte de un epitelio ciliado (SMITH 1980). Como espesor de este epitelio ciliado y tejidos infrayacentes hemos considerado 25 μm ; este espesor ha sido tomado sobre secciones de epitelios similares en el brazo de *Antedon* (Crinoidea) (CANDIA-CARNEVALI 199). Las medidas y estimaciones sobre *Pembrocystis* aparece en la Tabla 6-I. En la primera columna (d_0) se consideran las medidas en micrómetros de los espacios entre las lamelas de los osículos; en la siguiente columna, las medidas de los espacios existentes entre las superficies de los epitelios, para los que se ha considerado un espesor de 25 μm . La tercera columna es la medida en micrómetros del

diámetro máximo de una lamela, como las lamelas son casi circulares esta medida se considera una buena aproximación para poder medir la superficie de la lamela. Esta superficie se recoge en la siguiente columna, la medida se ofrece en mm^2 y se ha redondeado como un aproximación a la medida de la superficie lamelar real. El volumen confinado en cada celdilla o espacio interlamelar aparece expresado en mm^3 en la quinta columna, para esta medida obviamente se ha considerado la menor de las dos lamelas limitantes.

Tabla 6-I: medidas de zonas inhalantes e interlamelares en *Pembrocystis* (especimen de 3,5 mm de longitud)

	d_o (μm)	d_i (μm) epitelio de $25\mu\text{m}$	\varnothing (μm) de la menor de las placas	S de la pared menor de la celdilla (mm^2)	Volumen celdilla (mm^3)	S sección máxima (mm^2)
SOC-Ct1	200	100	250	0,045	0,0045	0,0250
Ct1-Ct2	130	80	300	0,066	0,0053	0,0240
Ct2-Ct3	130	80	310	0,075	0,0060	0,0248
Ct3-Ct4	130	80	320	0,080	0,0064	0,0256
Ct4-Ct5	130	80	330	0,085	0,0068	0,0264
Ct5-Ct6	200	150	350	0,096	0,0144	0,0280
Ct6-Ct7	200	150	350	0,096	0,0144	0,0280
Ct7-Ct8	200	150	350	0,096	0,0144	0,0280
Total				0,639	0,0722	0,2098

El área exhalante situada entre el canal lateral y el cuerpo de la última placa ctenidial tiene una sección con $0,030 \text{ mm}^2$; si consideramos un epitelio de espesor medio de $15 \mu\text{m}$, la superficie de la sección del área exhalante se reduce a unos $0,02 \text{ mm}^2$. Con estas medidas obtenemos una relación entre el área inhalante y la exhalante de 10,5:1. Aplicando el principio de continuidad la relación entre las velocidades del agua inhalada y la del chorro exhalado es de 1:10,5.

Los epitelios ciliados pueden mover fluido a un rango muy amplio de velocidades. Los estudios hidrodinámicos de epitelios ciliados son muy escasos. Para este estudio consideraremos las velocidades observadas sobre epitelios faringeos de rana (WILSON et al. 1974) y traqueal de conejo (CHEUNG y JAHN 1974). Estos autores realizaron experimentos con fluidos de distinta viscosidad y ofrecen velocidades de transporte de mucus de 200-300 $\mu\text{m/s}$ y 220-280 $\mu\text{m/s}$ respectivamente. Por otra parte, los epitelios que transportan mucus tienden a tener velocidades de transporte mucho menores que aquellos que tan sólo mueven agua (BLAKE y SLEIGH, 1974). En *Mytilus*, considerando el flujo de agua en un canal de 200 μm , se pueden alcanzar velocidades de hasta 3000 $\mu\text{m/s}$ justo en los ápices de los cilios (15 μm de longitud), pero esta velocidad cae rápidamente como consecuencia de la viscosidad a 1000 $\mu\text{m/s}$ a 35 μm de distancia (a 50 μm de la superficie epitelial) y a 500 $\mu\text{m/s}$ a 100 μm de la superficie epitelial (NIELSEN et al. 1993). Los efectos de este fuerte gradiente de velocidad pueden reducirse si ambas paredes presentan epitelios ciliados e impulsan el agua en la misma dirección. Basandonos en los datos de NIELSEN et al. 1993 para *Mytilus*, se han estimado las curvas de velocidades de flujo para los espacios entre paredes de 150 μm , 100 μm y 80 μm . Las velocidades medias calculadas a partir de estas curvas son 1780 $\mu\text{m/s}$, 2200 $\mu\text{m/s}$ y 2310 $\mu\text{m/s}$. Entendemos que estas velocidades pueden representar el extremo superior del rango a estimar; en el extremo inferior de este rango las velocidades serían las correspondientes al transporte de una capa de mucus de aproximadamente 10 μm con cilios de 5 μm (WILSON et al. 1974) que a su vez arrastra el agua suprayacente. En este caso las velocidades medias de transporte para los canales anteriores podrían ser de 118 $\mu\text{m/s}$, 146 $\mu\text{m/s}$ y 154 $\mu\text{m/s}$. A estas velocidades (máximas y mínimas) y para ese número de Reynolds, un flujo de perfil parabólico no puede llegar a establecerse en este sistema.

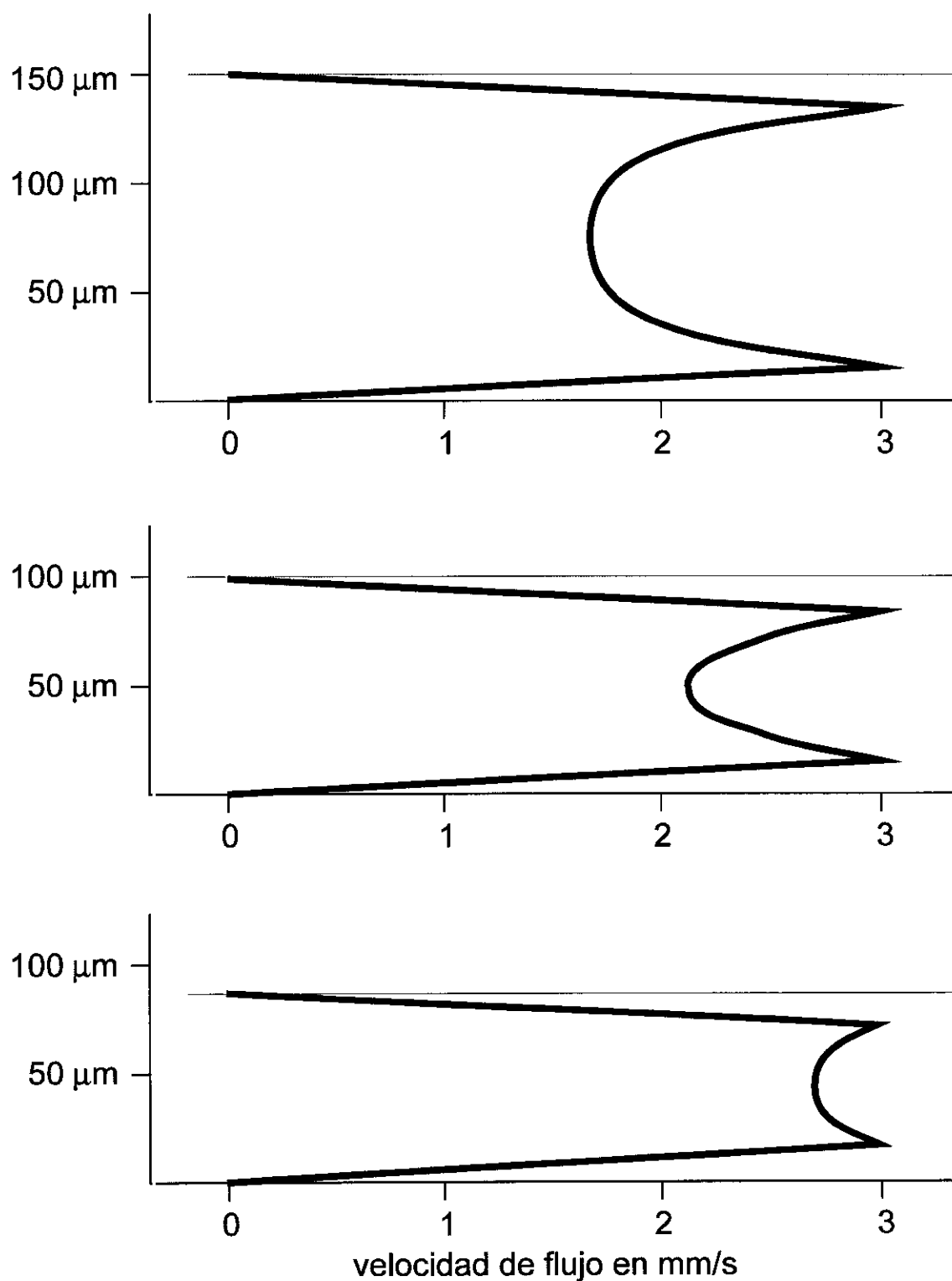


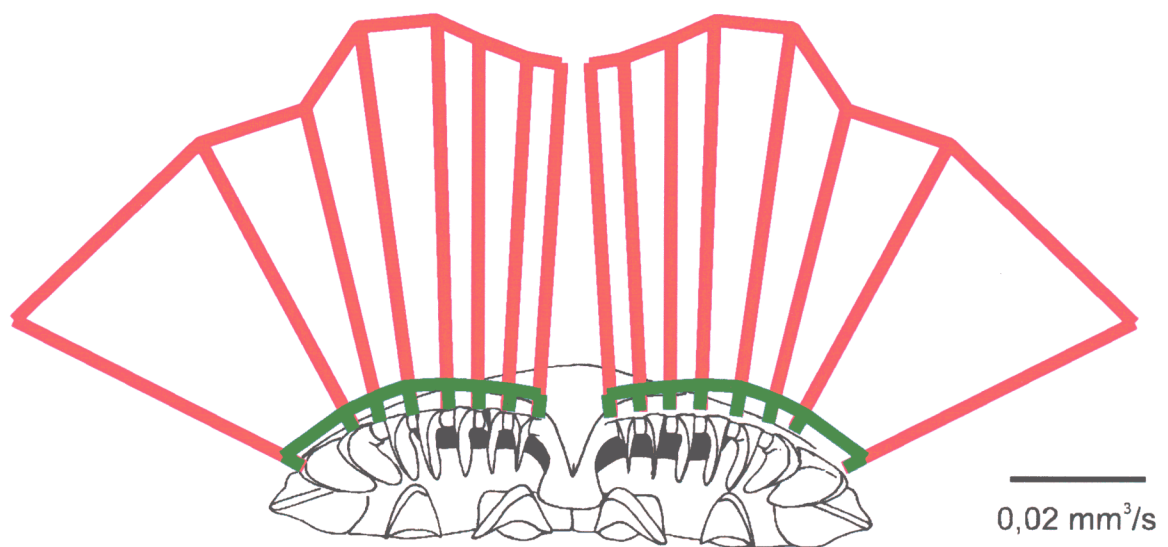
Fig. Perfiles de velocidades de flujo para los espacios entre paredes de 150 μm , 100 μm y 80 μm .

Con estas velocidades se han calculado los caudales de agua impulsados por cada celdilla. Estos valores son recogidos en la Tabla 6-II.

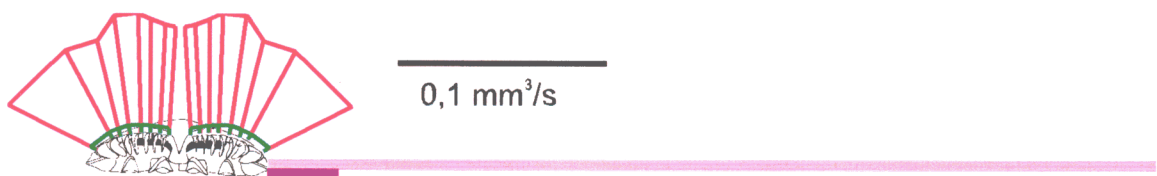
Tabla 6-II: cálculo de caudales en Pembrocystis (especimen de 3,5 mm de longitud)

	Distancia entre superficies epiteliales (µm)	Velocida d media máxima (µm/s)	Velocida d media mínima (µm/s)	Sección máxima (mm²)	Caudal máximo estimado (mm³/s)	Caudal mínimo estimado (mm³/s)
SOC-Ct1	100	2200	146	0,0250	0,05500	0,00365
Ct1-Ct2	80	2310	154	0,0240	0,05544	0,00369
Ct2-Ct3	80	2310	154	0,0248	0,05728	0,00381
Ct3-Ct4	80	2310	154	0,0256	0,05913	0,00394
Ct4-Ct5	80	2310	154	0,0264	0,06098	0,00406
Ct5-Ct6	150	1780	118	0,0280	0,04984	0,00330
Ct6-Ct7	150	1780	118	0,0280	0,04984	0,00330
Ct7-Ct8	150	1780	118	0,0280	0,04984	0,00330
Total				0,2098	0,43736	0,02908

Estos valores de caudal son los producidos por cada batería de placas ctenidiales. El caudal total será el doble de estos valores. Podemos estimar que la impulsión de agua mediante bomba ciliar podría ofrecer un caudal máximo de $0,8747 \text{ mm}^3/\text{s}$ y un mínimo de $0,0597 \text{ mm}^3/\text{s}$. Entre estos dos valores hay una relación aproximada de 14:1. Aplicando el principio de continuidad podemos estimar que la velocidad máxima de salida del sistema de descarga sería de $21,85 \text{ mm/s}$ y la mínima de $1,45 \text{ mm/s}$.



Distribución de los caudales inhalantes estimados máximos (líneas radiantes rojas) y mínimos (líneas radiantes verdes).



Distribución de los caudales exhalantes estimados máximos (línea rosa) y mínimos (línea violeta), se mantienen los diagramas de flujo inhalante para su comparación

Interpretación funcional

El aspecto general de *Pembrocystis* es el de un organismo epibionte. La posición frontal del ctenidio permitiría la explotación de partículas en suspensión (o resuspendidas) en aquellos niveles más cercanos a la interfase agua-sedimento. Los caudales calculados, así como las velocidades de flujo son relativamente elevadas y permitirían el movimiento de una considerable cantidad de agua suficiente para poder explotar los recursos mediante un filtrado activo. Adicionalmente el intenso flujo exhalante podría estar, como veremos a continuación en este mismo capítulo, parcialmente involucrado el movimiento del animal (propulsión a chorro continuado)

El agua sería aspirada como consecuencia de la depresión que los epitelios ciliados mantendrían en las celdillas interlamelares. El agua entraría a velocidades moderadas y presumiblemente un filtro mucoso podría capturar y retirar las partículas en suspensión. El agua ya filtrada sería conducida hacia el espacio prebucal que funcionaría como canal colector. Desde esta cámara, como veremos después, parte del agua podría ser aspirada hacia la faringe durante la fase de cebado de la faringe (propulsión a chorro por pulsos), sin embargo en condiciones "normales" (esto es, sin propulsión a chorro por pulsos) el agua sería canalizada hacia los laterales del cuerpo y sería exhalada a través de los espacios comprendidos entre la última placa ctenidial (la de mayor tamaño) y los surcos laterales que funcionarían como eficaces sistemas de descarga al mantener unas velocidades de chorro exhalante elevadas. Por otra parte, el canal lateral permitiría separar netamente las áreas de exhalación de las de inhalación evitando la recirculación de agua ya filtrada y por lo tanto con muy pocas partículas de alimento o sin ellas.

ANÁLISIS DEL CTENIDIO DE LOS AZONIDA

El ctenidio de los Azonida está formado por placas en disposición radial. Las lamelas de dos placas consecutivas delimitan unos espacios que se comunica con el exterior mediante una ranura y un orificio posterior que. La ranura anterior está formada por los bordes externos de las placas ctenidiales y actuaría como área inhalante. El orificio posterior se abre sobre el gollete, es de tamaño pequeño y actuaría como área exhalante.

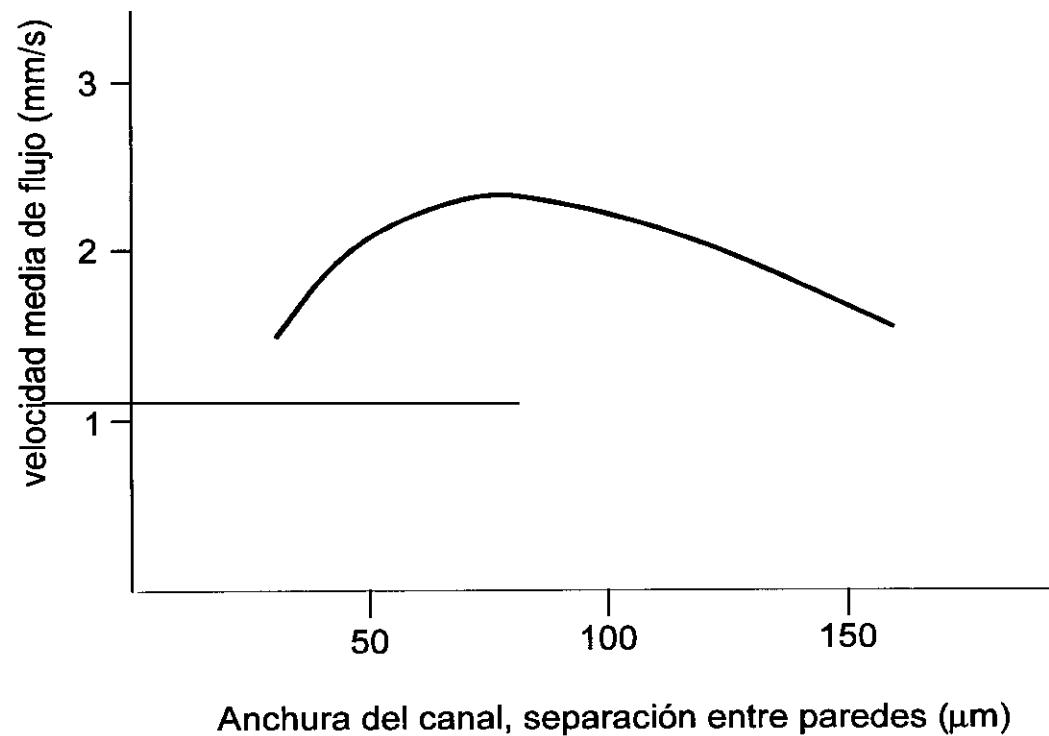
Como paradigma consideraremos un sistema de espacios limitados por paredes laminares planas y paralelas (celdillas), con áreas inhalantes y exhalantes independientes. Los espacios considerados tendrán las medidas estimadas de un espécimen de 6 mm de longitud corporal (sin incluir los ápices posteriores de las espinas). Respecto a las paredes de las celdillas supondremos que se encuentran tapizadas por epitelio ciliado de 25 μm y los espacios exhalantes por epitelios de 15 μm .

Los epitelios ciliados conocidos tienen una gran variedad de velocidades de impulsión de fluidos. Por ello, como en el caso de *Pembrocystis*, serán considerados dos velocidades conocidas, la observada en las branquias *Mytilus* como límite superior de este rango y la observada en esófago de rana como límite inferior. Con este rango de velocidades contruiremos un modelo de impulsión máxima y otro de mínima. La capacidad de impulsión en *Conollia* debió situarse muy probablemente entre los rangos ofrecidos por ambos modelos de impulsión considerados.

**Tabla 6-III: medidas de zonas inhalantes e interlamelares en Conollia
(especimen de 6 mm de longitud)**

	d ₀ (μm)	d ₁ (μm) epitelio 25μm	Ø menor (μm) de la menor de las placas	Ø mayor (μm) de la menor de las placas	S pared menor celdilla (mm ²)	Volumen celdilla (mm ³)	S sección máxima (mm ²)
SOC-Ct1	70	20	525	790	0,313	0,006	0,0105
Ct1-Ct2	70	20	525	790	0,313	0,006	0,0105
Ct2-Ct3	75	25	625	940	0,444	0,011	0,0156
Ct3-Ct4	90	40	650	975	0,480	0,019	0,0260
Ct4-Ct5	83	33	750	1,125	0,640	0,021	0,0247
Ct5-Ct6	83	33	775	1,115	0,683	0,022	0,0255
Ct6-Ct7	140	90	800	1,200	0,727	0,065	0,0720
Ct7-Ct8	133	83	775	1,115	0,683	0,056	0,0643
Ct8-Ct9	133	83	800	1,200	0,727	0,060	0,0664
Ct9-Ct10	135	85	825	1,240	0,774	0,065	0,0701
Ct10-IFD	140	90	825	1,240	0,774	0,070	0,0742
IFD-ICD	160	110	825	1,240	0,774	0,085	0,0907
ICD-ICI	183	133	850	1.275	0,821	0,087	0,1130

En la primera columna de la tabla 6-III figuramos las medidas de separación entre las lamelas de cada par de placas ctenidiales (d_0). En la segunda columna, se tabula el espacio real existente (d_1) al considerar el espesor de un epilelio ciliado típico ($25\text{ }\mu\text{m}$), como son dos paredes, al espacio d_0 se debe restar $50\text{ }\mu\text{m}$. Las lamelas de las placas ctenidiales son de contorno elíptico, los diámetros mayor y menor la elipse de la menor de las dos placas que delimitan una celdilla son consignadas en la tercera y cuarta columna respectivamente. La siguiente columna recoge el valor calculado de la superficie de la lamela de la menor placa de cada celdilla y en la siguiente columna el del volumen de la celdilla. En la última columna figura el valor de la sección transversal de la celdilla, en sentido perpendicular a la dirección de flujo supuesta.



Ábaco preparado para el cálculo de las velocidades medias de flujo en un canal

Con la distancia de separación de paredes se han calculado las velocidades de flujo. Basandonos en los datos iniciales de NIELSEN *et al.* 1993 para *Mytilus* se ha realizado una estimación de la variación de las velocidades medias de flujo en función de la separación de las paredes. Debemos tener en cuenta que la velocidad de flujo es máxima en los ápices de los cilios situados a 15 μm de la superficie epitelial pero debido a la viscosidad (flujos a muy bajo número de Reynolds), existe un gradiente de velocidades muy acusado que reduce drásticamente la velocidad media. Por otra parte, desde el pice de los cilios hasta la superficie epitelial hay un gradiente lineal en el que la velocidad desciende hasta 0 al alcanzar la superficie del epitelio.

Una vez conocidas las velocidades máxima y mínima estimadas y conociendo la sección de las celdillas se calculan los caudales máximo y mínimo que quedan recogidos en las dos últimas columnas de la Tabla 6-IV

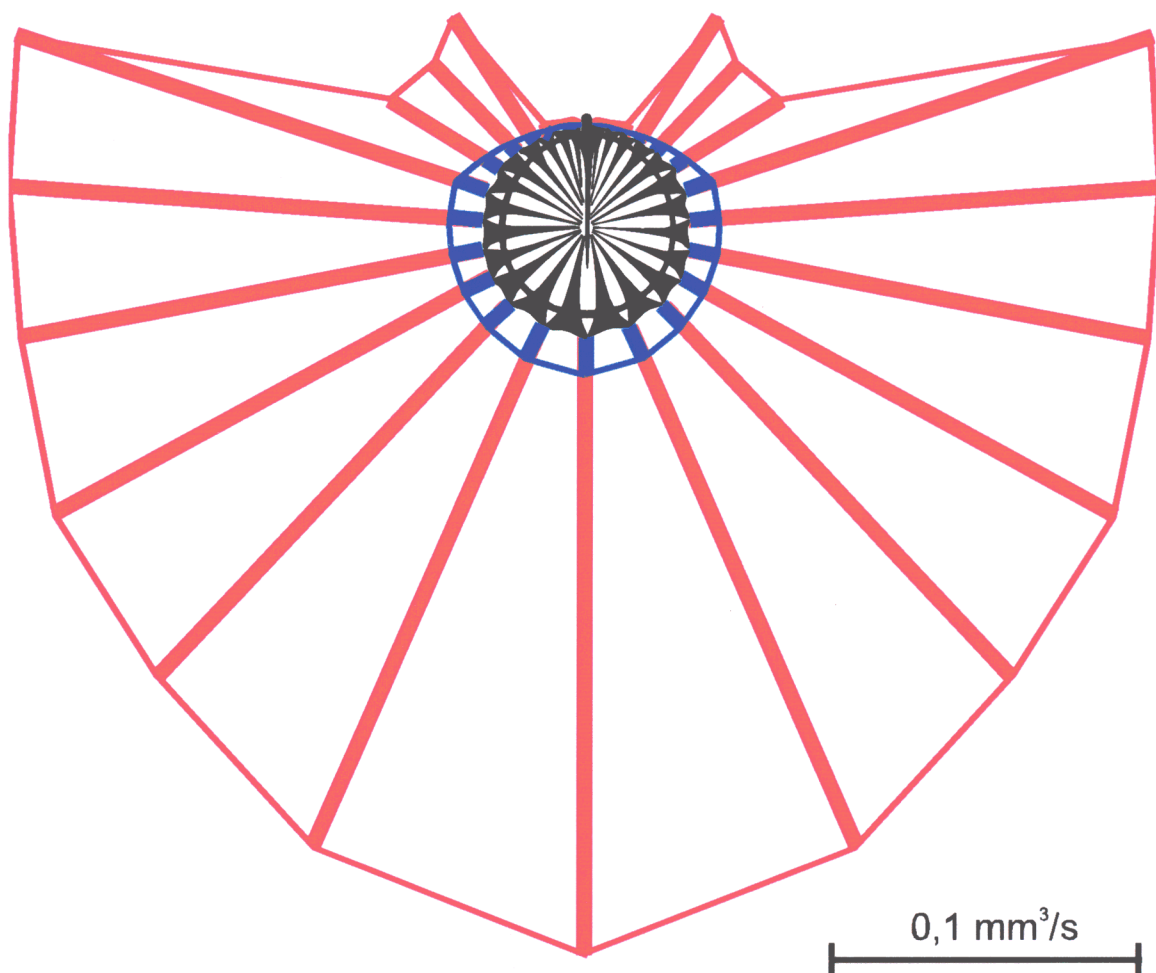
Tabla 6-IV: cálculo de caudales en Conollia (especimen de 6 mm de longitud)

	Distancia entre superficies epiteliales (μm)	Velocidad media máxima ($\mu\text{m/s}$)	Velocidad media mínima ($\mu\text{m/s}$)	Sección máxima (mm^2)	Caudal estimado máximo (mm^3/s)	Caudal estimado mínimo (mm^3/s)
SOC-Ct1	20	200*	100*	0,0105	0,0021	0,0010
Ct1-Ct2	20	200*	100*	0,0105	0,0021	0,0010
Ct2-Ct3	25	200*	100*	0,0156	0,0031	0,0015
Ct3-Ct4	40	1850	123,3	0,0260	0,0481	0,0032
Ct4-Ct5	33	1600	106,6	0,0247	0,0395	0,0026
Ct5-Ct6	33	1600	106,6	0,0255	0,0408	0,0027
Ct6-Ct7	90	2220	148,0	0,0720	0,1598	0,0106
Ct7-Ct8	83	2300	153,2	0,0643	0,1479	0,0098
Ct8-Ct9	83	2300	153,2	0,0664	0,1527	0,0101
Ct9-Ct10	85	2280	152,0	0,0701	0,1598	0,0106
Ct10-IFD	90	2220	148,0	0,0742	0,1647	0,0110
IFD-ICD	110	2050	136,0	0,0907	0,1859	0,0123
ICD-ICI	133	1800	120,0	0,1130	0,2034	0,0135
		Total	ctenidio	1,2140	2,4164	0,1663

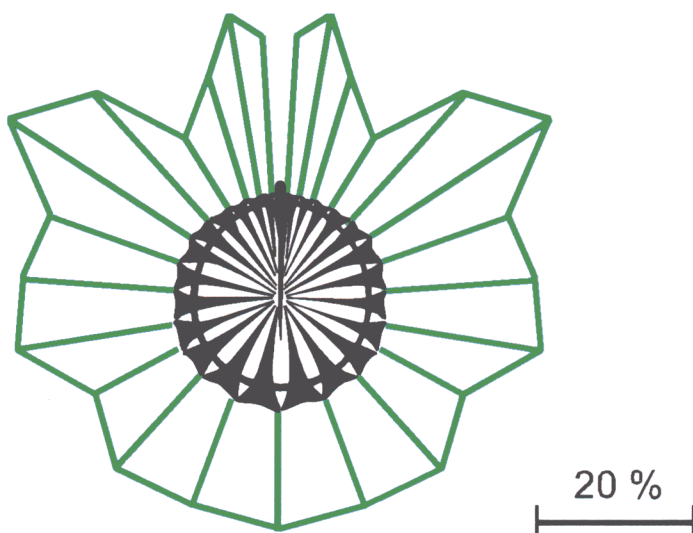
Finalmente en la Tabla 6-V, se calcula la relación entre flujo inhalante y el exhalante y las velocidades de flujo exhalante. Estas velocidades finales representan la estimación de los rangos de velocidad entre los que debió situarse las velocidades de impulsión de agua de *Conollia*.

Tabla 6-V: medidas de zonas exhalantes en Conollia (especimen de 6 mm de longitud, epitelio área exhalante 15 μm)

	$S_{\text{exhalante}}$ sección máxima (mm^2)	$S_{\text{inhalante}}$ sección máxima (mm^2)	Relación $\frac{S_{\text{inhalante}}}{S_{\text{exhalante}}}$	Velocidad máxima flujo exhalante ($\mu\text{m/s}$)	Velocidad mínima flujo exhalante ($\mu\text{m/s}$)
SOC-Ct1	0,0022	0,0105	20,9%	956	478
Ct1-Ct2	0,0026	0,0105	24,7%	810	404
Ct2-Ct3	0,0027	0,0156	17,3%	1156	578
Ct3-Ct4	0,0027	0,0260	10,3%	1796	1197
Ct4-Ct5	0,0055	0,0247	22,2%	7207	480
Ct5-Ct6	0,0072	0,0255	28,2%	5673	378
Ct6-Ct7	0,0122	0,0720	16,9%	13136	875
Ct7-Ct8	0,0122	0,0643	19,0%	12105	806
Ct8-Ct9	0,0133	0,0664	20,0%	11500	766
Ct9-Ct10	0,0120	0,0701	12,0%	19000	1266
Ct10-IFD	0,0153	0,0742	17,1%	12982	865
IFD-ICD	0,0133	0,0907	14,6%	14041	931
ICD-ICI	0,0171	0,1130	15,1%	11920	794
Total	0,2195	1,2140			
promedio			18,5%		



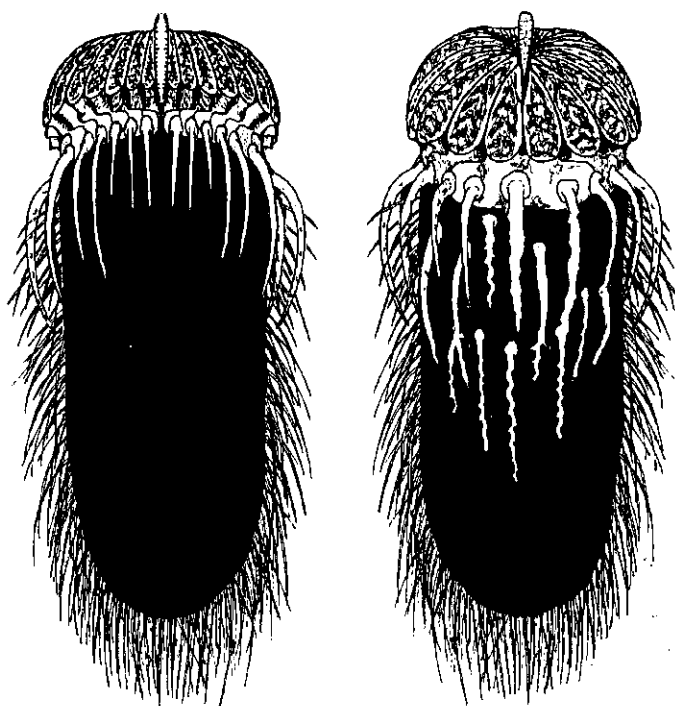
Diadrama de distribución de caudales estimados máximos (líneas radiantes rojas) y mínimos (línea radiantes azules) representados sobre una sección esquemática del ctenidio.



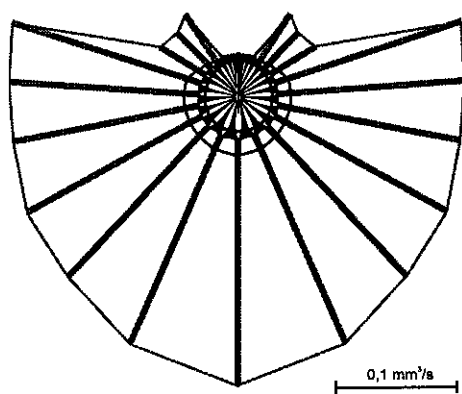
Relación entre velocidades de inhalación y exhalación

Interpretación funcional

Las velocidades de impulsión así como los caudales calculados para cada una de las celdillas apoyan la idea de que *Conollia* tenía un modo de vida semi-infaunal. El alto grado de polarización dorso-ventral observado en *Conollia* indica que este animal, a pesar de su sección subcircular, presentaba las superficies inferior y superior bien diferenciadas funcionalmente.

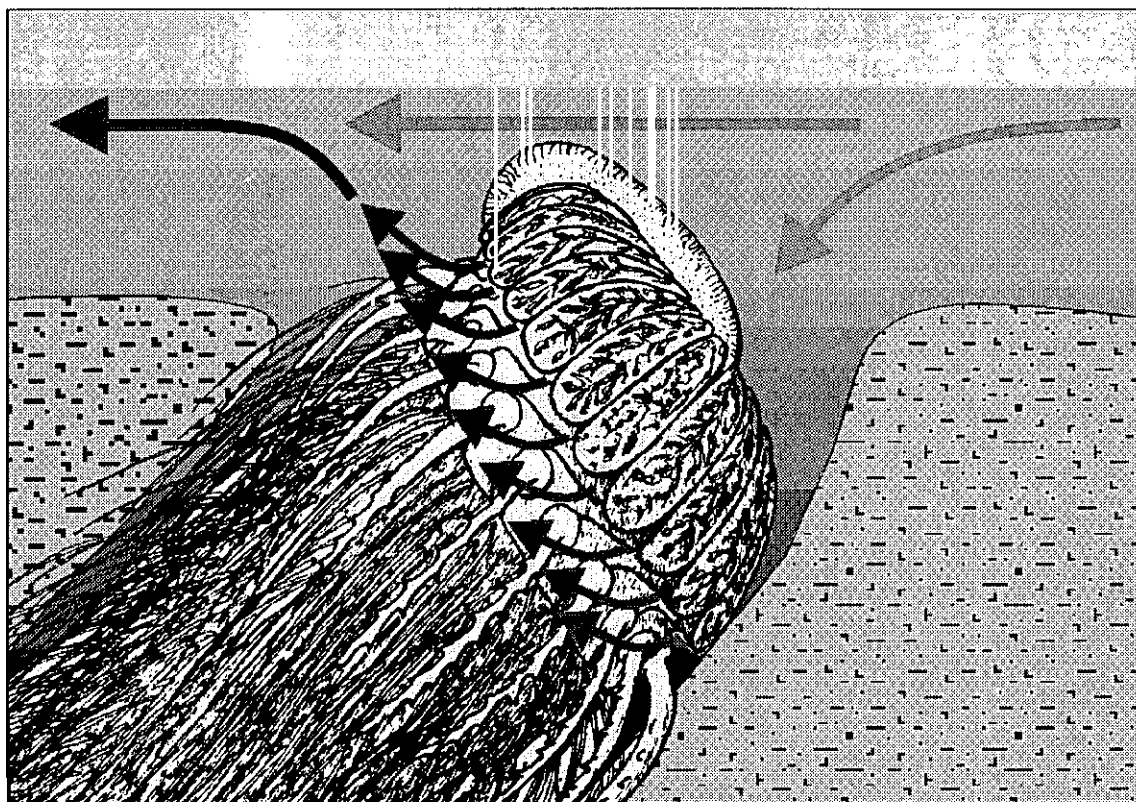


Cara dorsal y ventral de *Conollia*, destacando la espinas de gran tamaño



El alto grado de capacidad de impulsión de agua en la mitad inferior del ctenidio permitiría la removilización de fangos en el extremo antero-inferior del animal y su impulsión a través de las celdillas del ctenidio. Las corrientes de agua entrarían cargadas de partículas en suspensión y la separación de éstas mediante un filtro mucoso sería posible.

Estas corrientes serían exhaladas a gran velocidad por los huecos existentes entre dos placas ctenidiales consecutivas. Al estar estos orificios exhalantes situados justo por encima del gollete, este podría funcionar como canal colector externo canalizando el agua hacia el dorso del animal. La presencia de corrientes en el dorso del animal produciría, por efecto Benturi, una baja presión en la porción dorsal del gollete (aquella no enterrada) forzando la salida de agua. Por otra parte, este canal colector optimizaría el flujo



Interpretación de Conollia como organismo semi-infaunal, el gollete actuaría como canal exhalante en sentido ventro-dorsal. El movimiento del agua en este canal estaría facilitado por el efecto Benturi de las corrientes superficiales y por la impulsión propia del ctenidio.

ascendente de agua al reducir la fricción viscosa haciendo del sistema de descarga un mecanismo eficaz.

También sería posible que parte del chorro exhalado pasara hacia atrás entre las espinas hasta salir por el extremo posterior del animal. Estas corrientes envolventes evitarían el apelmazamiento de partículas de sedimento manteniendo una areola fluida que permitiera el movimiento lateral de las espinas tegumentarias facilitando la progresión del animal en el seno del sedimento tal y como quedó expresada al principio de este capítulo.

PROPULSIÓN A CHORRO

Introducción

La posibilidad de impulsar masas de agua desde el interior del cuerpo, como evidencian las disparidad de las estructuras corporales involucradas, ha sido desarrollada de forma independiente en diversos grupos animales. Si este chorro puede dirigirse en una dirección concreta con la fuerza necesaria el animal podrá ser impulsado en sentido contrario. Se trata de una aplicación directa del principio de conservación de la cantidad de movimiento.

Para producir este chorro, y atendiendo a su continuidad temporal y por lo tanto a sus implicaciones hidrodinámicas, existen dos mecanismos bien diferentes: impulsión continua e impulsión a pulsos. Ambos son descritos a continuación.

1.- Impulsión continuada

Suele estar relacionada con bombas ciliares situadas en cavidades corporales, el agua entrante es canalizada, impulsada y generalmente expulsada mediante un sistema de descarga constreñido (v. g. colonias de *Pyrosoma*, Tunicata), aunque puede haber otros sistemas (BONE y TRUEMAN 1983). La creación de un chorro continuo de agua es posible mediante diversos sistemas de impulsión. Estos mecanismos pueden estar asociados con mecanismos ondulatorios tales como movimientos peristálticos, metacronales (lobópodos de cladoceros), aunque puede no haber propagación de ondas (cilios o flagelos asíncronos). En el caso de la existencia de mecanismos ondulatorios la resultante final del empuje no es una simple suma de los empujes parciales de cada elemento del sistema, sino que es el resultado del conjunto. En este sentido el metacronismo o sincronización del conjunto de elementos impulsores optimiza el sistema.

2.- Impulsión mediante pulsos

La impulsión a chorro mediante pulsos suele producirse por contracción muscular rítmica de una cámara rellena de agua, forzando su salida en una dirección concreta (v. g. *Pecten*, Pelecípoda; *Loligo*, Cephalopoda; náyades de *Aeshsna*, Odonata; medusas; CHENG y DEMONT 1996, GOSLINE y DEMONT 1985, DANIEL 1983). El problema de este tipo de impulsión son los continuos cambios súbitos de velocidad, especialmente la rápida velocidad inicial alcanzada que provoca un aumento desmesurado de la resistencia al avance. En lo sucesivo, salvo mención expresa, haremos referencia a la propulsión a chorro mediante pulsos.

Efectividad de la propulsión a chorro

La efectividad de la propulsión a chorro depende de varios parámetros (TRUEMAN, 1980) entre los que destacan

- 1.- La velocidad y masa del agua expulsada. La masa de agua que puede ser expulsada en cada pulso depende del volumen de la cámara de compresión. La velocidad de salida depende de presión alcanzada en la cámara o lo que es lo mismo, de la fuerza muscular que el organismo es capaz de realizar y del volumen de la cámara. La velocidad también depende de la superficie de sección de la tobera exhalante, a menor superficie mayor presión de salida y mayor velocidad alcanzada.
- 2.- La relación existente entre la masa corporal del animal y la velocidad y masa del agua que es capaz de expulsar (conservación de la cantidad de movimiento).
- 3.- La magnitud de las fuerzas de arrastre (F_r) derivadas de un movimiento rápido en el agua.

Como comprobamos en la siguiente ecuación (donde P es la presión ejercida, S la sección de la tobera y C_r el coeficiente de arrastre)

$$F_r = \frac{C_r P S U^2}{2}$$

un aumento en la velocidad (U) provocará un incremento notable de las fuerzas de arrastre (F_r). Por otro lado el coeficiente de arrastre (C_r) depende de la forma del cuerpo así como del tipo de superficie considerada y del número de Reynolds. La superficie (S) considerada depende del tipo de estudio a realizar pues puede considerarse la superficie mojada, la transversal o incluso la perpendicular al flujo; obviamente el coeficiente de arrastre deberá ser el apropiado. Esta formula, para flujos con números intermedios de Reynolds y especialmente en el caso de natación con grandes cambios de velocidad plantean problemas de aplicación (DANIEL *et al.* 1992).

La natación por propulsión a chorro es óptima si esta se produce a baja velocidad. Como se deduce de la ecuación anterior, el costo energético de una natación a pulsos a alta velocidad es muy elevado (PACKARD 1969; ALEXANDER, 1978, O'DOR 1988). La natación ondulatoria (v. g. la de un pez) mueve una gran masa de agua a baja velocidad, sin embargo un animal moviéndose a propulsión a chorro no mueve más agua que la contenida en su cavidad de compresión que debe ser expelida a una velocidad elevadísima. Cuanto mas alta sea la velocidad de flujo, mayor es la turbulencia generada e igualmente, como ya hemos visto, mayores son las fuerzas de arrastre (F_r). Esta forma de fricción reduce la potencia útil. Si bien la natación a pulsos es inherentemente ineficiente (ALEXANDER 1978), presenta la gran ventaja de permitir aceleraciones explosivas y altas velocidades de huida y, como señalara O'DOR (1982), en situación de peligro la huida rápida puede ser más importante que el coste energético.

La duración de un pulso depende de la geometría de la tobera (sifón) y

de su capacidad de modificación (SEIKMAN 1963). Si un pulso es realizado con la máxima presión y máxima apertura de la tobera entonces la fuerza del pulso será máxima y por lo tanto lo serán las fuerzas de arrastre. Como ya hemos visto, es más eficaz un pulso de menor potencia y es posible conseguirlo modificando la fuerza de compresión o regulando la superficie de la sección de la tobera. Si reducimos el diámetro el pulso será de mayor duración y se generará un arrastre mucho menor.

La propulsión a chorro por pulsos es un evento cíclico, con una fase de expulsión del agua contenida en la cámara de compresión y otra de llenado o recuperación. Las canalizaciones de llenado y vaciado pueden estar separadas o no (v. g. *Aeshna*; *Polyorchis*, Hydrozoa), obviamente si se encuentran separadas el sistema será más eficaz. Si las canalizaciones de llenado y expulsión se encuentran en la misma dirección pero sus corrientes se dirigen en sentido contrario el empuje será menos eficaz que si lo hacen en el mismo sentido. En *Loligo* el llenado se facilita por la inversión del sentido de la corriente que aparece en el borde posterior del manto por la depresión generada por la expansión del mismo (GOSLINE y DEMONT 1985). Esto resulta obvio, pues el llenado frenaría al animal, por el contrario un llenado en la misma dirección y sentido contribuirá en algún grado a mantener al animal en movimiento.

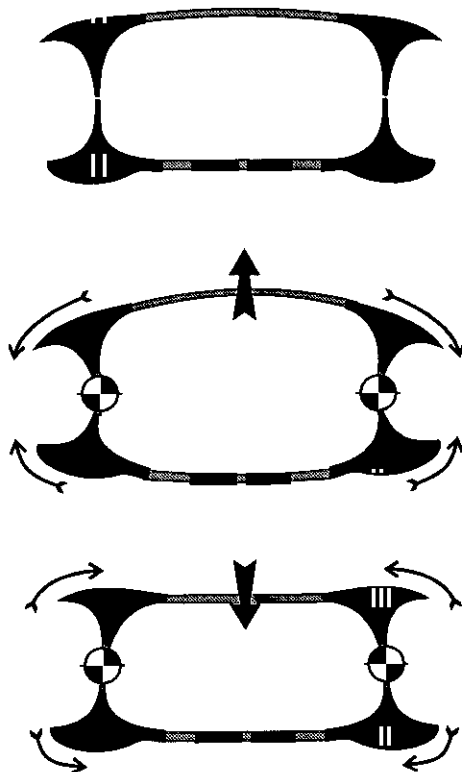
La recuperación puede producirse por mecanismos activos (muscular) o pasivos (mecanismos elásticos) (TRUEMAN, 1980). En el caso de mecanismos pasivos, parte de la energía consumida en el pulso debe ser empleada para vencer la resistencia del mecanismo de recuperación (v. g. *Pecten*, *Aeshna*) donde queda almacenada para la fase de recuperación. DE MONT y GOSLINE 1988 calcularon para *Polyorchis* que entre un 20 y un 29% de la energía empleada en la contracción de la campana era empleada en almacenar la energía necesaria para su recuperación elástica.

Propulsión en Ctenocystoideos Dizonida

ROBISON y SPRINKLE 1969 y SPRINKLE y ROBISON 1978, quienes pensaron que la abertura posterior de los Ctenocystoideos era un ano, postularon un sistema de propulsión a chorro en conformidad con ciertos detalles de la anatomía externa (DOMÍNGUEZ, en prensa).

Los Ctenocystoideos tuvieron probablemente dos sistemas independientes de generación de corrientes de agua:

- 1.- *Bomba ciliar*. Como hemos propuesto, se trataría de un sistema de impulsión continuo de agua mediante un epitelio ciliar que pudo cubrir las lamelas del ctenidio.
- 2.- *Faringe-sifón*. El agua almacenada en la faringe podría salir a presión por el extremo posterior del animal impeliendolo hacia delante. Los Ctenocystoideos, al menos los Dizonida, pudieron haber sido capaces de desplazarse activamente mediante este sistema. Una válvula debería evitar el retorno del agua inhalada; de haber existido debería haberse situado en el área anterior inmediatamente detrás de la boca.



Los Dizonida tienen un esqueleto corporal formado por cuatro barras longitudinales articuladas dos a dos. Un par de barras forma el lateral derecho del cuerpo y otro el izquierdo (ver apartado sobre la interpretación funcional de Dizonida). La articulación dorso-ventral existente entre cada par de barras permitía la flexión lateral de estas. El tegumento dorsal debió poder realizar fuertes contracciones y ser capaz de aproximar las barras superiores. En algunos casos, como en *Ctenocystis*, el tegumento ventral también podía contraerse aproximando igualmente las barras ventrales.

La contracción del tegumento dorsal o de los tegumentos dorsal y ventral reduciría considerablemente el volumen corporal. En *Gilcidia smithi* la contracción lineal transversal máxima del tegumento dorsal pudo ser del 18%; valores similares fueron posibles en *Ctenocystis utahensis*. Generalizando estos valores de contracción tegumentaria, podemos estimar que la reducción del volumen de la cavidad corporal se situaría entre el 14% y el 24%. Si el volumen visceral es casi constante durante un ciclo de contracción-distensión del tegumento dorsal y la faringe ocupa entre un 40% y un 60% del volumen total de la cavidad corporal (o el 25%-40% del volumen corporal total), entonces el cambio de volumen de la faringe se sitúa entre un 35% y un 25% respectivamente del volumen de la cavidad corporal (22% - 16% del volumen corporal total). Este valor sería mayor en *Ctenocystis utahensis* ya que la reducción del volumen de la faringe por contracción conjunta de los tegumentos dorsal y ventral podría alcanzar el 50% de su volumen.

Estos valores de la reducción del volumen faríngeo se han establecido mediante la estimación de la reducción corporal máxima posible por aproximación de los elementos esqueléticos y considerando la existencia de tejidos blandos entre ellos. Con toda seguridad estos valores podrían ser aún mucho mayores si consideramos la contracción de las propias paredes de la faringe.

Los valores de contracción estimados son equivalentes a otros conocidos para animales mucho mayores: *Loligo* (de 350 g) tiene reducciones del 30-35% del volumen corporal (TRUEMAN 1980), *Pecten* un 50%, *Poliorchis* un 25%, *Caribdea* (Sciphozoa) un 18%, *Octopus* un 15% (TRUEMAN & PACKARD 1968, PACKARD 1969, TRUEMAN 1980, GLADFELTER 1972).

La contracción corporal y/o de la musculatura faríngea provocaría un aumento de la presión en el seno de la faringe. Si existió un sistema de valvulas similar a una glotis, el agua saldría solo por el sifón posterior. La posición en reposo de esta estructura fue, con toda seguridad, cerrada. En todos los fósiles estudiados, el cono sifonal aparece cerrado. El aumento de presión intrafaringea forzaría su apertura. Tanto si el cono sifonal disponía de

ligamentos elásticos para cerrarlo, como si eran fibras musculares las que regulaban su diámetro, el orificio del cono probablemente se mantenía tan cerrado como fuera posible. Las ventajas de tendencia del cono a permanecer cerrado serían:

- funcionar como una válvula antirretorno, forzando el llenado de la faringe desde la boca que sería entonces el único orificio de entrada de agua.
- mantener un pulso de larga duración, regulando la cantidad de agua expulsada.

Ambos factores optimizarían el empuje al reducir los cambios de velocidad bruscos tanto en la aceleración (no se podría producir una salida masiva de agua) como en desaceleración por fricción dinámica (fuerzas de arrastre desmesuradas) o por succión de la masa de agua recién expulsada.

Una vez que la musculatura (tegumentaria y/o faríngea) hubiera cedido su contracción, la tensión acumulada en las articulaciones forzaría la expansión de las paredes corporales hasta alcanzar una posición de reposo en equilibrio. Esta distensión de la pared corporal crearía una presión negativa en el interior de la faringe. Como una estimación de los valores de depresión que pueden ser alcanzados, encontramos que *Aeshna*, por recuperación elástica, produce una depresión de un tercio de la presión ambiental. El agua sería succionada necesariamente a través de la boca ya que el cono sifonal se cerraría funcionando como una válvula antirretorno. El cierre del cono sería consecuencia directa de su geometría y no sería necesaria acción muscular alguna. La depresión forzaría a la membrana perisifonal a hundirse en el foramen sifonal, separando la base del sifón y aplastando los ápices de las placas aciculares del cono contra los demás, cerrando eficazmente la estructura. La cámara, una vez cebada sería capaz de iniciar un nuevo ciclo.

Un ctenocystoideo de 3,5 mm de longitud como *Pembrocystis gallica*, pudo tener una cavidad corporal con un volumen de 2,225 mm³ y un volumen faríngeo de unos 1,161 mm³; *Gilcidia smithi* y *Etectenocystis bohémica* tuvieron

volúmenes similares. Una contracción de los tegumentos en *Pembrocystis* provocaría una contracción del 19% del volumen corporal y la expulsión de $0,422 \text{ mm}^3$ de agua. Este volumen podría ser algo mayor si la farínge fuera capaz de contracción. El diámetro de la base del sifón es de unos $200 \text{ }\mu\text{m}$, por lo que la superficie de la sección de unos $0,126 \text{ mm}^2$. esta medida representaría la superficie máxima posible de apertura suponiendo que el cono sifonal se abriera completamente adquiriendo forma de cilindro. Atendiendo a la forma de los osículos del cono sifonal parece que una apertura de 80 a $130 \text{ }\mu\text{m}$ sería razonable. Estas aperturas representarían una sección entre $0,02$ y $0,05 \text{ mm}^2$. La superficie de la boca de un *Pembrocystis* de $3,5 \text{ mm}$ de longitud total es de $0,25 \text{ mm}^2$ por lo que las relaciones entre área inhalante y exhalante sería de $12:1$ a $5:1$. Esta relación es mucho mayor que la de *Sepia* (Cephalopoda) que es de $20:1$ quizá como consecuencia de que en *Sepia* el llenado se efectúa a contracorriente y en *Pembrocystis* a favor de corriente. Asumiendo que los tiempos de cebado y de eyección son iguales, la relación de velocidades sería de $1:12$ a $1:5$.

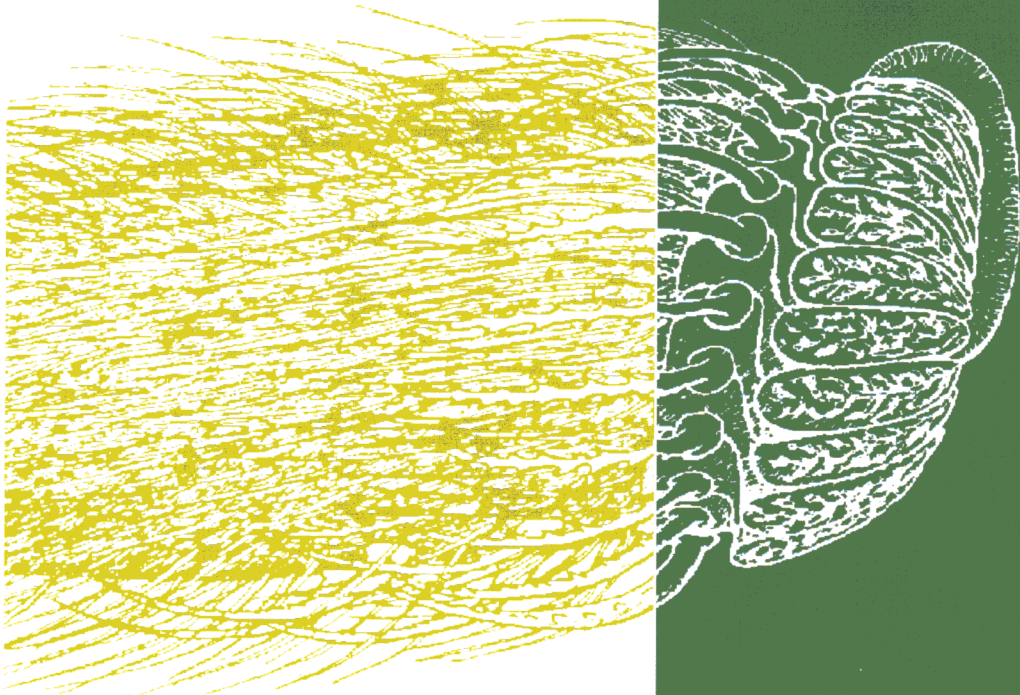
La creación de ese chorro de agua sería capaz de impulsar al animal hacia delante. Al no existir elementos de corrección de la trayectoria el movimiento producido debió ser errático y quizás tan solo eficaz como mecanismo de escape o como mecanismo de abandono de un área ya explotada. El movimiento a pulsos es inherentemente ineficaz (ALEXANDER 1978) debido a las altas velocidades iniciales alcanzadas en cada pulso y la falta de empuje una vez que ha cesado el pulso. Los Ctenocystoideos Dizonida presentan dos mecanismos que evitan la falta total de empuje durante un ciclo de pulsos:

- El primer mecanismo es concomitante al ciclo de pulsaciones ya que el cebado de la faringe supone la succión de agua en el mismo sentido de avance del animal. Esta aspiración de agua, que como hemos visto se debió producir a mayor velocidad que en *Loligo*, contribuiría durante el ciclo de pulsos al empuje total precisamente en aquellos momentos de ausencia de empuje principal.

- El segundo se podría producir de forma continuada, con independencia de la existencia de propulsión a chorro. El movimiento de agua a través de las lamelas del ctenidio durante la filtración de nutrientes crea sendas corrientes exhalantes en los extremos laterales del ctenidio que son canalizadas por los surcos laterales del cuerpo. Este movimiento continuo de agua podría contribuir a minimizar el frenado del animal inmediato a un pulso.

7

Taxonomía



TAXONOMÍA

Índice del capítulo 7

Introducción

Antecedentes

Metodología sistemática empleada

Taxonomía

Clase Ctenocystoidea Robison y Sprinkle, 1969.

Catálogo taxonómico de la Clase Ctenocystoidea Robison y Sprinkle, 1969

Claves prácticas para la identificación de los taxones de la Clase Ctenocystoidea

Descriptiva

Orden Monozonida Orden nov.

Familia Courtessoleidae Fam. nov.

Género *Courtessolea* gen. nov.

Courtessolea moncereti nov. sp.

Orden Pleurozonida Orden nov.

Familia Jugoszovidae Dzik y Orłowski, 1995

Género *Jugoszovia* Dzik y Orłowski, 1995

Jugoszovia archaeocyathoides Dzik y Orłowski, 1995

Orden Azonida Orden nov.

Familia Conolliidae Fam. nov.

Género *Conollia* gen. nov.

Conollia staffordi sp. nov.

Orden Dizonida Ubaghs y Robison, 1988.

Familia Pembrocystidae Fam. nov.

Género *Pembrocystis* gen. nov.

Pembrocystis gallica sp. nov.

Familia Ctenocystidae Sprinkle y Robison, 1978.

Género *Etoctenocystis* Fatka y Kordule, 1985.

Etoctenocystis bohémica Fatka y Kordule, 1985.

Género *Gilcidia* gen. nov.

Gilcidia smithi (Ubaghs, 1987) (comb. nov.)

Gilcidia jagoi (Jell, Burret y Banks, 1985) (comb. nov.)

Gilcidia viviannae sp. nov.

Género *Ctenocystis* Robison y Sprinkle, 1969.

Ctenocystis utahensis Robison y Sprinkle, 1969.

Ctenocystis colodon Ubaghs y Robison, 1988.

There is no general agreement as to the definition of systematics, and of related words, such as taxonomy, biological system and classification. Capricious use of these and related terms is a very old plague of our discipline.

Biological Systematics, the state of the art

A. Minelli 1993, pag. 3

Taxonomía: Del gr. τάξις, ordenación, y νόμος, ley o norma. **1.** f. Ciencia que trata de los principios, métodos y fines de la clasificación. Se aplica en particular, dentro de la biología, para la ordenación jerarquizada y sistemática, con sus nombres, de los grupos de animales y de vegetales. **2.** [f.] Por ext., clasificación.

Sistemática: Del lat. *systematicus*, y este del gr. συστηματικός. **1.** adj. Que sigue o se ajusta a un sistema. **2.** [adj.] Dícese de la persona que procede por principios, y con rigidez en su tenor de vida o en sus escritos, opiniones, etcétera. **3.** f. Biol. Ciencia que estudia la clasificación de las especies con arreglo a su historia evolutiva o filogenia.

Diccionario de la Lengua Española, vigésima primera edición

Real Academia Española

Introducción

Podemos comprobar como el empleo de los terminos taxonomía, sistemática, clasificación y sistema biológico obedece a criterios dispares que en ocasiones resultan ser muy similares. En el campo de la paleontología en concreto, se emplean predominantemente dos de los terminos a los que MINELLI 1993 hacía alusión: taxonomía y sistemática. En ocasiones, la elección de uno u otro sigue criterios de tradición, de autor o incluso de normas editoriales (v. g. *Paleontology* prefiere sistemática).

Es relativamente abundante el número de autores que opinan que la taxonomía es una disciplina incluida en la sistemática. Según estos autores, la taxonomía es la disciplina que se ocupa de la clasificación, nomenclatura, descripción y ayudas para la determinación de organismos tales como claves de identificación, tabulas, etc. Por su parte, la sistemática comprende además de la taxonomía, otras disciplinas como sistemas de reproducción y genética, filogenia y procesos evolutivos, biogeografía y sinecología (HAWKSWORTH y BISBY 1988). Como observan estos últimos autores y MINELLI 1993, el incremento sustancial de los campos estudiados actualmente por los taxónomos le han otorgado a la taxonomía unos límites imprecisos que en la práctica llegan a confundirse con los propios de la sistemática. Así, no es de extrañar que en la practica sean terminos intercambiables (A. MINELLI com. pers. Octubre 1997), llegando incluso a considerase sinónimos (AX 1984, 1988). Por nuestra parte, consideramos correcta la opinión de HAWKSWORTH y BISBY 1988 y así lo recoge el título de este capítulo; sin embargo, debido a que los limites entre taxonomía y sistemática han llegado a ser muy ténues y, como señalara A. MINELLI, sobretodo a eféctos prácticos, entendemos que ambos términos pueden ser utilizados indistintamente.

Antecedentes

La Clase Ctenocystoidea fue descrita por ROBISON y SPRINKLE (1969) con motivo del hallazgo de una nueva especie de Carpoideo, *Ctenocystis*

utahensis ROBISON y SPRINKLE, 1969, la cual no pudo ser asignada a ninguna de las Clases de Carpoideos previamente conocidas (JAEKEL 1900, 1918). Con posterioridad a esta descripción estos mismos autores (SPRINKLE y ROBISON 1978, pág. T998) crearon la Familia Ctenocystidae sobre el único género conocido hasta el momento, *Ctenocystis* Robison y Sprinkle, 1969 (género tipo por monotipia).

La Clase Ctenocystoidea permaneció monoespecífica hasta el año 1985; en que dos equipos de investigación independientes comunicaron por separado el hallazgo de dos nuevas especies: *Ctenocystis jagoi* JELL, BURRET y BANKS, 1985 y *Etoctenocystis bohémica* FATKA y KORDULE, 1985, esta última asignada al nuevo género *Etoctenocystis* FATKA y KORDULE, 1985.

Poco después, UBAGHS 1987 describió una nueva especie, *Ctenocystis smithi*, sobre seis ejemplares. Un año después se describió *Ctenocystis colodon* UBAGHS y ROBISON, 1988; estos autores proponen en el mismo artículo el Orden Ctenocystida UBAGHS y ROBISON, 1988 para completar la jerarquía taxonómica de la Clase Ctenocystoidea ("*This taxon is established to complete the taxonomic hierarchy to which described ctenocystoid species are assigned.*" [sic] UBAGHS y ROBISON, 1988, p. 4). Por lo que el Orden Ctenocystida UBAGHS y ROBISON, 1988, es coextensivo con la Familia Ctenocystidae Sprinkle y Robison, 1978 y con la misma Clase Ctenocystoidea Robison y Sprinkle, 1969.

El último trabajo sobre la taxonomía de los Ctenocistoideos fue el publicado por DZIK y ORŁOWSKI (1995), en el que se describe la nueva familia Jugoszoviidae DZIK y ORŁOWSKI, 1995, en la que se incluye un nuevo género y una nueva especie, *Jugoszovia archaeocyathoides* DZIK y ORŁOWSKI, 1995. Esta nueva especie fue descrita sobre material adscrito con anterioridad a diferentes especies de Arqueociatos (ORŁOWSKI, 1959 y 1964) e interpretado como carpoideos por SPRINKLE (1973, p. 111) y DERSTLER (1985, fig. 3-11). La nueva Familia Jugoszoviidae fue descrita como perteneciente a la Clase Ctenocystoidea pero no fue adscrita al único Orden descrito para la Clase (Orden Ctenocystoidea UBAGHS y ROBISON, 1988).

Por tanto, hasta esta fecha, la Clase Ctenocystoidea ha estado constituida por un Orden (O. Ctenocystida), dos Familias (Fam. Ctenocystidae y Fam. Jugoszoviidae), tres géneros (*Ctenocystis*, *Etoctenocystis* y *Jugoszovia*) y seis especies (*Ct. utahensis*, *Ct. jagoi*, *Ct. colodon*, *Ct. smithi*, *E. bohémica* y *J. archaeocyathoides*).

En este capítulo se describen los cuatro tipos morfológicos en la Clase Ctenocystoidea, los cuales agrupan a todas las especies conocidas hasta la fecha, y les atribuimos sendos rangos de Orden. Se revisa la taxonomía de la Clase y se describen o redescriben todos los taxones con rango de Orden, Familia, género y especie especificando sus caracteres diagnósticos. Adicionalmente se describen los nuevos taxones que se proponen en este trabajo.

Consideraciones sobre la metodología sistemática empleada

La cladística es un intento de clasificar filogenéticamente a los organismos. El empleo de métodos cladísticos en fósiles es materia de disputa e implica algunos conceptos algo confusos que necesitan cierta explicación. Cladísticamente hablando, los fósiles difieren de los organismos actuales en dos aspectos fundamentales (CRASKE y JEFFERIES 1989):

- 1.- los organismos actuales son mejor conocidos que los fósiles, tanto en número de especies como en lo que se conoce de cada una de ellas.
- 2.- Los organismos actuales son estrictamente contemporáneos, mientras que los fósiles pueden diferir considerablemente en edad.

Estas circunstancias, especialmente la segunda, dificultan el empleo de los mismos criterios sistemáticos para unos y otros. El hecho de que los organismos actuales sean mejor conocidos que los extintos incide especialmente en el punto de partida de los trabajos sistemáticos, ya que estos

están basados, al menos inicialmente, en organismos actuales que han sido agrupados según determinados criterios. La introducción de los organismos extinguidos en este sistema nos obliga a confirmar, reajustar o rectificar los criterios sistemáticos o incluso el propio sistema de organización previamente empleado con criterios neontológicos.

Por otro lado, las diferencias de edad de los fósiles y la exacta contemporaneidad de los organismos actuales determinan ciertas dificultades que afectan especialmente a la utilización del concepto biológico de especie de MAYR 1963, 1969¹, surgió el concepto filogenético de especie (una especie es un linaje de poblaciones entre dos eventos de especiación o puntos de ramificación filogenética, RIDLEY 1993).

Según este concepto filogenético de especie es posible la existencia de fenómenos anagenéticos (secuencia directa ancestro descendiente). Para solventar los problemas que nos genera la existencia de estas formas anagenéticas (que forman parte de un linaje) emplearemos la convención de interpretar las formas fósiles como taxones terminales es decir, estirpes sin descendencia que se separaron del linaje principal. Se trata, por lo tanto, de ramas colaterales al linaje principal formadas en su mayor parte tan sólo por una especie.

El concepto fundamental de la cladística es el de grupo monofilético (*sensu* Hennig, = holofilético *sensu* ASHLOCK) el cual comprende, por definición, a todos los descendientes de una especie basal. Sin embargo, como veremos a continuación esta definición será reajustada.

Los grupos monofiléticos según su proximidad pueden ser agrupados en pares. Consideremos dos grupos monofiléticos de organismos actuales más próximos entre sí que a otro cualquier grupo, que denominaremos, por ejemplo, grupos 1 y 2. Estos grupos serán, por lo tanto, *grupos hermanos*. Observaremos que al considerar el registro fósil, tendremos dos maneras

1

una especie es una población de individuos interfecundos, separados por mecanismos que impiden el cruce con otras poblaciones

diferentes de delimitar cada uno de estos grupos. Consideremos, por ejemplo el grupo 2. La delimitación más restringida incluirá a todos los descendientes, actuales o extinguidos, del último antecesor común (y) de todos los miembros actuales del grupo 2; este conjunto de organismos lo denominaremos *grupo terminal 2* (= *crown group*² de JEFFERIES 1979, 1990, CRASKE y JEFFERIES 1989, y que resulta casi equivalente al * *Gruppe* de HENNIG 1969, 1981). La delimitación más amplia del grupo 2, no es fácil de definir; esta incluirá además del grupo terminal 2, a todos los descendientes del antepasado común de los grupos 1 y 2 (la especie nodal x) que no pertenezcan al grupo 1; este conjunto de organismos lo denominaremos *grupo total 2* (= *Gesamtgruppe* de HENNING; = *total group* de JEFFERIES). Como CRASKE y JEFFERIES 1989 observan, esta definición no es plenamente satisfactoria pues al menos en parte resulta ser autorreferencial. Una definición más adecuada (JEFFERIES, comunicación personal, septiembre 1998) del grupo total es: aquel grupo que incluye todas esas formas que son más cercanas a los miembros actuales del grupo 2 que a cualquier otro grupo de formas actuales (y, en particular, al grupo 1).

Los términos grupo *terminal* (= *crown group* de JEFFERIES) y Grupo * (= * *Gruppe* de HENNING), si bien son conceptualmente diferentes -ya que el primero incluye a la especie nodal y el segundo no-, en la práctica pueden considerarse sinónimos puesto que la identificación positiva de la especie nodal generalmente no será posible.

Si al grupo total 2 le sustraemos el grupo terminal 2 obtenemos un grupo parafilético extinguido que denominaremos *grupo basal* (= *stem group* de JEFFERIES); en este último debemos distinguir el linaje del tronco del grupo 2 que está compuesto por la secuencia directa de antecesores de este grupo tomada desde el antecesor común de los grupos 1 y 2 hasta el antecesor

2

Jefferies propuso esta terminología empleando términos agronómicos que representan las partes de un árbol (*stem*, tallo; *crown*, copa) y operaciones de tala y poda (*scion*). Por otra parte este tipo de similitudes se encuentran extendidas entre los cladistas (v.g. *pruning*, poda; *brush*, arbusto; *branch*, rama).

común de todos los miembros del grupo 2 (AX 1985, JEFFERIES 1986), en la definición de JEFFERIES ambas especies comunes (x e y) están excluidas del linaje basal. Por la propia definición de grupo basal, todo fósil puede ser atribuido a un grupo basal de un grupo terminal determinado, sin embargo la identificación de este grupo basal puede ser complicada y una de las más difíciles tareas en el establecimiento de una filogenia es precisamente la identificación positiva del grupo basal correcto.

Los caracteres que se desarrollan en el linaje basal 2 y que son retenidos en el antepasado común del grupo terminal 2 (la especie y), son las *autapomorfias* del grupo 2 y constituyen, en esencia, aquel conjunto de caracteres que diferenciarán al grupo 2 de los demás grupos que consideremos. Por otra parte, aquellas características avanzadas que un grupo comparte con su grupo hermano se denominarán *sinapomorfias*. Observaremos que las sinapomorfias son, pues, las autapomorfias de un grupo de mayor rango formado por los grupos totales 1 y 2, que debieron estar presentes en el antepasado común de los grupos 1 y 2 (especie x) y que se desarrollaron a lo largo del linaje basal del grupo [1+2], por lo que dos grupos hermanos forman un grupo monofilético de mayor rango que el de ellos mismos.

Las autapomorfias de un grupo no tienen por qué estar presentes en todos los miembros del grupo, ya que pudieron perderse secundariamente en algunos de sus miembros o incluso perderse en todos los miembros actuales del grupo. Una autapomorfia no debe definirse si y solo si ese carácter permanece en todos los miembros actuales de un grupo, sino más bien como una característica que aparece en el linaje basal de un grupo y persiste, al menos, hasta el final de ese linaje.

A lo largo del linaje basal podemos reconocer cambios sucesivos como la aparición, modificación o desaparición de un carácter. Estos cambios se producen en momentos concretos y permiten diferenciar segmentos dentro del linaje basal de un grupo en los que hay diferentes grados de relación o proximidad con el grupo terminal. Al conjunto de formas o miembros incluidos

en este segmento o las estirpes colaterales derivadas de él, lo denominaremos plesion (PATTERSON Y ROSEN 1977). Cada plesion se caracteriza por haber alcanzado un cambio respecto al anterior y no haber efectuado el siguiente. Podemos ordenar los plesion en una secuencia, de manera que un plesion estará más o menos cercano al grupo cumbre (*more o less crownward* en la terminología de JEFFERIES 1986). El termino "*crownward*" fué propuesto por JEFFERIES 1986, p.13 para designar la mayor proximidad al grupo terminal.

La mayoría de las especies no estarán ubicadas en el linaje basal sino que lo estarán en las ramas colaterales de ese linaje. El termino *plesion* fué introducido por PATTERSON Y ROSEN 1977 como una manera para poder subdividir el grupo basal y lo conciben como "grupos secuenciados de especies fosiles de manera que cada uno de estos grupos es el grupo hermano plesiomorfico de todos aquellos, vivos o extinguidos, que le suceden...". Si fuera posible organizar los diferentes plesiones, ordenandolos segun una secuencia en la que el grado de relación con el grupo cumbre se vaya incrementando, entonces, sería posible reconstruir la secuencia de aparición de las diferentes autapomorfias del grupo cumbre y por lo tanto su aparición dentro del linaje basal (JEFFERIES, LEWIS y DONOVAN 1987). Según la definición de PATTERSON y ROSEN 1977 de plesion se deduce, puesto que han introducido el termino "grupo hermano", que los plesiones son monofiléticos; sin embargo JEFFERIES, LEWIS y DONOVAN 1987 definen plesion como "todos los miembros de un grupo basal que, por lo que podamos discernir, están igualmente cercanos al grupo terminal"; esta definición implica -puesto que excluye a parte de las formas descendientes- que un plesion es, por definición, necesariamente parafilético. Un plesion incorpora en su estructura topológica dos constituyentes bien diferenciados (JEFFERIES 1988):

- 1.- una porción de un linaje basal que empieza con la incorporación de una autapomorfia y termina con la aparición de la siguiente mutación reconocible en el linaje basal.
- 2.- todas las derivaciones y ramas colaterales a esta porción de linaje basal.

No obstante, un plesion definido y formalmente aceptado puede ser subdividido en dos o más plesiones según se vayan descubriendo autapomorfías no consideradas o tenidas en cuenta anteriormente, quedando uno más cercano al grupo cumbre que el otro. El procedimiento de división se basa en la búsqueda de caracteres compartidos con el grupo terminal, pero no con otros (JEFFERIES, LEWIS y DONOVAN 1987); sin embargo esa característica no necesariamente ha de ser compartida con todos los miembros del grupo terminal, ya que puede haberse perdido secundariamente. Podría emplearse un carácter compartido con plesiones más culminantes que posteriormente se perdieran y que, por lo tanto, estuvieran ausentes en el grupo nodal del grupo terminal.

En ocasiones, la posición concreta de las ramas colaterales de un plesión es desconocida. GAUTHIER 1986 estableció el concepto de metataxón para designar precisamente a este tipo de agrupamiento de taxones en el que no podemos distinguir la monofilia o parafilia. El metataxon es, por definición, un área real de incertidumbre en una hipótesis filogenética en la que varias ramas convergen en un punto (politomía) al ignorarse las relaciones existentes entre los taxones involucrados. Este concepto se encuentra íntimamente relacionado con el concepto de *soft-politomies* de MADISON y MADISON 1991 que describiremos posteriormente en el capítulo "Filogenia".

Por otra parte, un plesion puede ser definido también por dos grupos monofiléticos encajados, incluyendo el mayor al menor. Así, un plesion quedará definido como la diferencia entre ambos grupos monofiléticos. CRASKE y JEFFERIES 1989 propusieron el término *scion* para denominar a estos grupos monofiléticos encajados, de manera que un scion estará compuesto por monofilias parcialmente actuales y parcialmente extinguidas. Un sción recibe el nombre del plesion contenido más alejado del grupo terminal.

Esta situación se verá complicada al establecer las filogenias de las ramas colaterales de un plesion. Por definición, un plesion (en el sentido de JEFFERIES, LEWIS y DONOVAN 1987 y no en el de PATTERSON y ROSEN 1977) incluirá un segmento del linaje basal más todas las ramas colaterales que

partan de ese segmento. Estas ramas colaterales pueden albergar en el caso más elemental a especies únicas, pero en casos complicados podemos encontrar arboles parciales realmente complicados. En este sentido CRASKE y JEFFERIES 1989 propusieron un sistema para subdividir las porciones de un plesion. En uno de estos árboles colaterales podemos diferenciar un eje principal que contiene el mayor número de segmentos (internodos), en su extremo se encontrarán dos especies. Este par de especies formarán un grupo monofilético que denominaremos *grupo apical de primer orden* del plesion, el linaje que une el nodo basal de este par de especies con el linaje basal lo denominaremos *linaje apical de primer orden*. Podremos hablar de grupos monofiléticos encajados en esta rama colateral, el menor de los cuales será el grupo apical de primer orden, que denominaremos *parasciones de primer orden*. Cada par de paraesciones de primer orden o apomorfias identificadas en un linaje apical de primer orden delimitará un *paraplesion de primer orden*. Un paraplesion de primer orden puede contener arboles colaterales secundarios que contendrán estructuras de segundo orden tales como un grupo apical, un linaje apical, parasciones y paraplesiones, todos ellos de segundo orden. El proceso de subdivisión de los paraplesiones es un proceso iterativo en el que se incrementa el número de orden de las ramificaciones (o subárboles) diferenciadas. Los criterios de selección de un grupo apical pueden no ser objetivos, por lo general emplearemos aquel par de especies que, en términos de internodos, se encuentre más alejada del linaje basal. El descubrimiento de nuevos taxones extinguidos alterará la topología de un árbol, por lo que como señalan CRASKE y JEFFERIES 1989, este par de especies constituirán un *grupo apical provisional de primer orden*. En ocasiones, pueden ser empleados otros criterios más operativos como por ejemplo, la elección de una especie emblemática tal y como lo es la especie tipo de un taxon de mayor rango (género, familia, etc.).

En este capítulo se combinan los criterios empleados en la taxonomía clásica o linneana con la clasificación cladista en la que se designan grupos monofiléticos y parafileticos según la terminología previamente descrita. Así, la paleontología sistemática va a seguir un esquema cladista acorde con la

hipótesis filogenética propuesta en el capítulo Filogenia. Este criterio sistemático ha sido empleado recientemente en algunos de los capítulos de "The Fossil Record 2" (BENTON 1993), entre ellos el dedicado a los deuterostomos basales entre los que se encuentran los diferentes carpoideos (BENTON in BENTON 1993 pág. 529-535).

Existe en la actualidad una corriente de opinión muy extendida entre los taxónomos según la cual el único criterio válido para definir un taxón es el de grupo natural (=monofilético). En nuestra opinión, eso sería lo deseable. Sin embargo en la práctica, la identificación positiva de grupos monofiléticos no siempre será posible por lo que en las hipótesis filogenéticas propuestas (=árboles filogenéticos) existirán áreas de incertidumbre. Entre estas, dos son de nuestro especial interés y a ellas nos hemos referido anteriormente como metataxones y como plesion (o paraplesion).

En el caso concreto de los plesiones, fueron propuestos originalmente por PATTERSON y ROSEN 1977 como grupos monofiléticos, sin embargo, desde el punto de vista operativo, para los estudios paleontológicos, resulta más apropiado el concepto propuesto por JEFFERIES, LEWIS y DONOVAN 1987, bien entendido que seguimos el criterio de asignar a cada especie posiciones apicales en las ramas, excluyendo por principio la anagénesis de la hipótesis filogenética general. Este mismo criterio se hace extensivo a los paraplesiones, los cuales topológicamente son similares en estructura a los plesiones.

Este estudio taxonómico comprende la descripción del plesion Ctenocystoidea, para las subdivisiones de este plesion seguiremos la terminología desarrollada por CRASKE y JEFFERIES 1989. Para lo cual designaremos como grupo apical de primer orden al género *Ctenocystis*. La elección de *Ctenocystis* frente a su grupo hermano *Gilcidia* gen. nov., ha respondido al criterio de especie emblemática ya citado previamente. El reciente descubrimiento de *Gilcidia viviannae* gen. nov. sp. nov. (mayo de 1998) ha incrementado el número de taxones de *Gilcidia* gen. nov. a tres. Sin embargo, las relaciones filogenéticas entre las tres especies permanecerá sin resolver hasta el descubrimiento de material adicional de *G. viviannae*.

Por otra parte, ya que las relaciones filogenéticas de Pleurozonida y Dizonida no parecen haber sido establecidas con propiedad, emplearemos para ellas el concepto de *metataxón* de GAUTHIER 1986.

Clase CTENOCYSTOIDEA Robison y Sprinkle, 1969

(Grupo basal Echinodermata
Plesion Ctenocystoidea)

Diagnosís: Equinodermos carpoideos con un alto grado de bilateralidad. La boca se encuentra en el extremo anterior del cuerpo rodeada por un anillo perioral compuesto por osículos lamelares (el ctenidio). En el extremo posterior se encuentra un sifón-ano situado en posición medial. (Enmendada)

Distribución: Regiones situadas entre las latitudes 10º Norte y 50º Sur durante el Cámbrico-Ordovícico Superior según las reconstrucciones paleogeográficas de MCKERROW y SCOTSE 1990 y entre las latitudes 20º Norte y 35º Sur según mapas de GILBERT SMITH *et al.* 1973. Los fósiles de Ctenocystoideos han sido recolectados en diversos yacimientos situados en Norteamérica (Utah, Idaho), Europa (Bohemia, Sur de Francia, Gales, Escandinavia) y Australia (Tasmania).

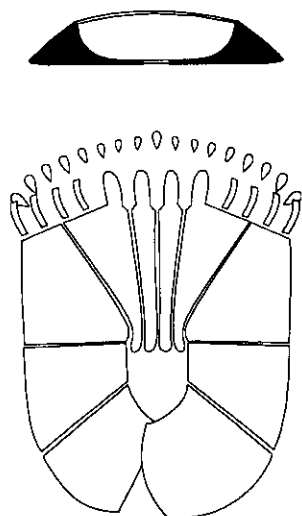
Descripción: Los Ctenocystoidea son Carpoideos con un cuerpo más largo que ancho o alto; de contorno ovalado, trapezoidal o elongado y de sección variable, desde muy deprimida a cilíndrica. El tamaño oscila desde pequeño a muy pequeño. Presentan un alto grado de simetría bilateral especialmente manifiesto en el extremo anterior del cuerpo, donde se sitúa la boca que es frontal, algo ínfera y situada en posición media. Por encima de la boca en la línea media del animal se sitúa una gran placa central (SOC). En el extremo posterior se encuentra el sifón exhalante (ano).

La estructura más característica de este grupo es el ctenidio, el cual está constituido por dos series de placas lamelares bilateralmente simétricas (las placas ctenidiales) y un sistema de placas de sostén. Las placas ctenidiales se sitúan a ambos lados de la placa SOC, rodeando la boca por encima y lateralmente, extendiéndose hasta las comisuras de la boca. Las placas ctenidiales tienen forma de raqueta o hacha con una zona de fijación basal y otra lamelar anterior que se dispone perpendicular a la boca.

En el extremo posterior del cuerpo y situado en la línea media del animal se encuentra un sifón de forma cónica formado por un conjunto de placas aciculares. Una tercera abertura corporal situada en posición dorsal en el extremo anterior derecho es interpretada como hidroporo o hidroporo-gonoporo.

Por las características estructurales generales del cuerpo tales como la presencia o ausencia de un sistema de placas marginales, así como su estructura y disposición, la forma de las estructuras periorales, la estructura del endoesqueleto tegumentario dorsal y ventral y la forma general del cuerpo, habíamos distinguido cuatro tipos morfológicos bien diferenciados que fueron tratados en el capítulo Anatomía desde una perspectiva anatómico-morfológica, sin embargo, es importante considerarlos en este epígrafe debido a que representan variaciones estructurales sustanciales dentro de la Clase Ctenocystoidea. Estos morfotipos se describen a continuación:

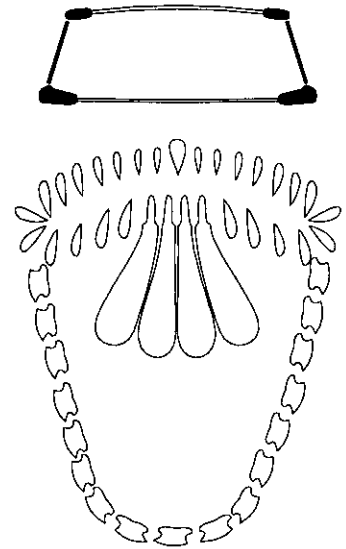
Tipo morfológico Monozonado:



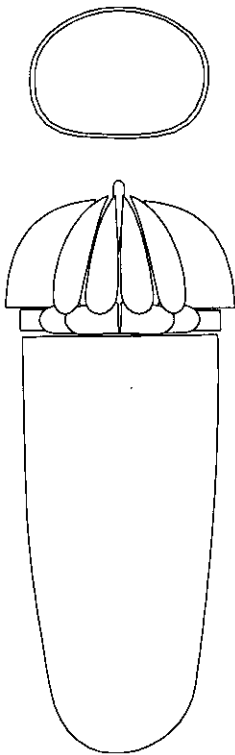
Este tipo morfológico es exclusivo del género *Courtessolea*. La forma del cuerpo es muy deprimida, ancha y robusta. Las placas marginales tienen sección triangular y son homólogas a las placas marginales de los Cincta. El *rastrellum* es amplio, conspicuo, con las cuatro placas (IFI, ICI, ICD e IFD) bien diferenciadas y no alcanza el margen lateral de la teca. El ctenidio rodea la boca y sus placas se insertan incluso en la cara inferior. El área exhalante del ctenidio es perimetral y dorso-lateral. Se trata de formas adaptadas a un modo de vida epibionte.

Tipo morfológico Pleurozonado:

Este tipo morfológico es exclusivo del género *Jugoszovia*. El cuerpo tiene forma deprimida, mucho más ancha en el extremo anterior que en el posterior. El ctenidio es subanular, muy deprimido, de contorno reniforme y con un aspecto similar al que presenta el Tipo morfológico Monozonado. Presenta dos marcos de placas marginales muy pequeñas, residuales. Las placas tegumentarias dorsales y ventrales son laminares, de contorno poligonal y mantienen contacto con las placas contiguas. Como en el morfotipo anterior el área exhalante es perimetral y dorso-lateral. Se trataría de formas adaptadas a un modo de vida epibionte.

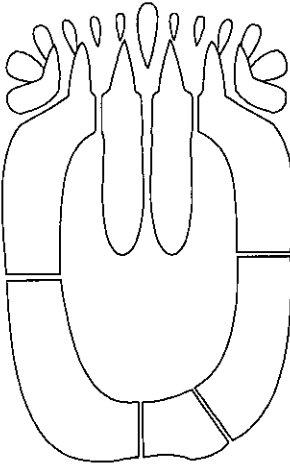


Tipo morfológico Azonado:



Este tipo morfológico es exclusivo del género *Conollia*. La forma del cuerpo es cilíndrica, alargada y sin un marco marginal diferenciado. El ctenidio forma un casquete anterior hemisférico con un gollete en su base. El área exhalante se sitúa probablemente en la base del ctenidio justo por encima del gollete. Las placas del *rastrellum* apenas se diferencian de las del ctenidio mas que en el tamaño y posición. La placa SOC tiene un cuerpo residual y un rostro hipertrofiado. El tegumento corporal es muy liviano con placas laminares muy delgadas formadas por estereoma retiforme y se encuentran armadas con procesos externos espiniformes delgados. Le atribuimos un modo de vida semiinfaunal.

Tipo morfológico Dizonado:



En este tipo morfológico se incluyen los géneros *Ctenocystis*, *Pembrocystis*, *Etectenocystis* y *Gilcidia*. Son formas moderadamente deprimidas con marcos marginales, superior e inferior conspicuos. La sección de las placas marginales tiene forma de T. La inserción de las placas ctenidiales es dorso-lateral, nunca infera. El *rastrillum* constituye la mitad anterior del marco marginal inferior. Las placas del tegumento dorsal y ventral son de pequeño diámetro, gran espesor y se encuentran muy separadas unas de otras. Los representantes de este morfotipo tienen un canal corporal lateral que actúa como área exhalante. Son formas adaptadas a un modo de vida epibionte, presumiblemente activas.

De los cuatro tipos morfológicos descritos, el tipo Dizonado es el mejor representado. Este grupo morfológico cuenta con un mayor número de especies conocidas (cuatro géneros y seis especies) así como un número relativamente elevado de ejemplares colectados (más de 3000 especímenes de *Ctenocystis utahensis*, más de 300 de *Etectenocystis bohemica*). Por el contrario, cada uno de los otros tipos morfológicos están representados por una especie cada uno. Estas circunstancias en principio suponen un conocimiento diferencial para cada uno de los cuatro morfotipos y por lo tanto, de sus tendencias evolutivas internas. Sin embargo, las diferencias estructurales encontradas entre cada uno de los morfotipos descritos resultan ser mucho mayores que las encontradas entre las especies del grupo morfológico Dizonado, que es el mejor conocido. Las diferencias internas encontradas entre las especies de este grupo morfológico afectan básicamente a proporciones y ornamentación de partes corporales que resultan ser perfectamente correlacionables entre las diferentes especies de este grupo morfológico. Así, las diferencias existentes entre los cuatro tipos morfológicos,

resultan ser eficientes marcadores taxonómicos que justifican la creación de nuevos taxones de alto rango por lo que proponemos sendos Ordenes nuevos.

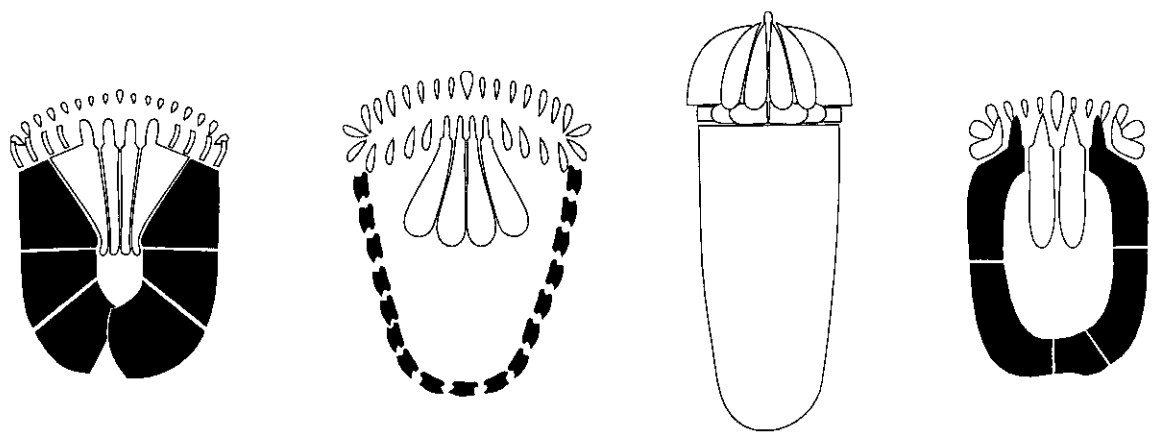
El Orden Ctenocystida UBAGHS y ROBISON, 1987 fue propuesto para completar la jerarquía taxonómica que previamente existía para los Ctenocystoideos (UBAGHS y ROBISON, 1987, p. 4), agrupando a la totalidad de las especies de Ctenocystoideos. Se trataba por lo tanto, de un Orden coextensivo con el concepto de Clase Ctenocystoidea.

El Código Internacional de Nomenclatura Zoológica 3ª Ed (ICZN 1985) regula la nomenclatura de los taxones de bajo rango (de infrasubespecie a superfamilia). En las *Copenhagen Decisions on Zoological Nomenclature* (1953, art. 59-69) y en el *Colloquium on zoological nomenclature* del XV *International Congress of Zoology* (1958) se realizaron propuestas para regular la nomenclatura de los taxones de alto rango (aquellos referidos a orden-phylum). Sin embargo, estas propuestas nunca tuvieron carácter vinculante y no fueron recogidas ni en la edición en vigor del ICZN (3ª ed, 1985) ni en el borrador de la 4ª edición (que entrará en vigor el 1 de enero del 2000), ni en las propuestas del *Biocode* (GREUTER et al. 1996). En la actualidad no existe regulación para los taxones de alto rango y estos se encuentran sometidos al criterio de los taxonomos (M. A. Zarazaga, com. personal 1997).

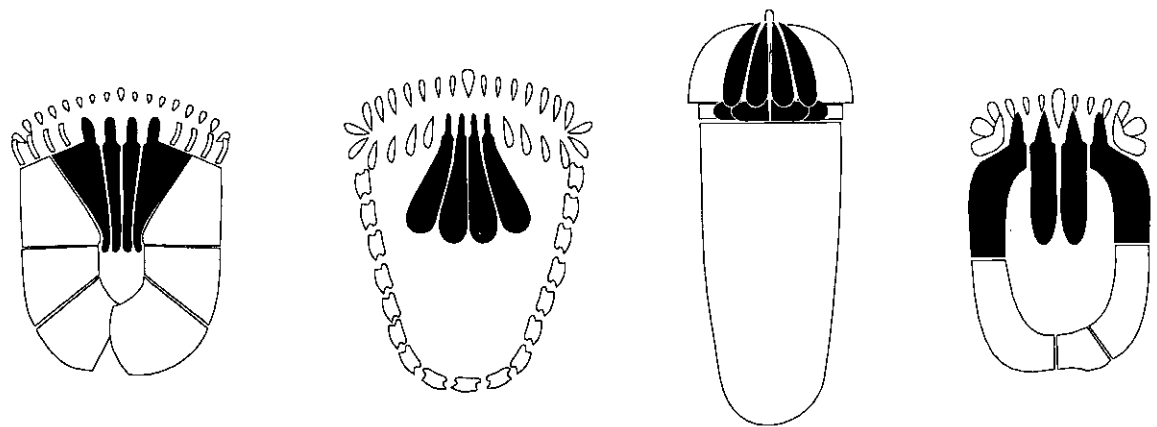
El hallazgo y descripción de nuevas formas de Ctenocystoideos que amplían el espectro de la Clase a cuatro patrones morfológicos bien diferenciados hace aconsejable la propuesta de nuevos taxones de alto rango. Así, proponemos cuatro nuevos Ordenes, los cuales recogen las características descritas previamente en este trabajo para cada uno de los patrones morfológicos propuestos en los capítulos anteriores de Morfología y Anatomía.

Los criterios diagnósticos de estos nuevos Ordenes son diversos, pero la esencia de sus diferencias reside en la construcción del esqueleto corporal, y más concretamente a la existencia, forma y disposición de los osículos

esqueléticos que dan forma al cuerpo de estos animales. Por este motivo, se proponen nombres mnemónicos, eufónicos y cortos que recojen la esencia del concepto de los taxones propuestos en relación al marco de placas marginales. Para estos nombres hemos seleccionado terminos griegos con preferencia a los más comunmente empleados en otros grupos relacionados con el objeto de diferenciarlos fácilmente de los ya propuestos para estos. Así, emplearemos como raíz el termino *zona* (del griego ζώνη, cinturón, faja, ceñidor) en alusión al marco de placas marginales. Modificando esta raíz emplearemos como prefijos *Pleuro-* (del griego πλευρά, costado), *A-* (del griego ἀ-, privativo, carente de), *Mono-* (del griego μονο-, elemento compositivo que significa “único” o “uno solo”) y *Di-* (del griego δίς, elemento compositivo que significa “dos”). Finalmente, emplearemos la terminación *-ida* por ser la de uso más corriente entre los ordenes descritos en las Clases relacionadas.



Sistema Marginal en Monozonida, Pleurozonida, Azonida y Dizonia



Rastrellum en Monozonida, Pleurozonida, Azonida y Dizonia

A continuación se propone el nuevo catálogo taxonómico (linneano y filogenético) y las claves de identificación para la Clase Ctenocystoidea. El catálogo sistemático filogenético está basado en los resultados expresados en el capítulo Filogenia.

Catálogo taxonómico linneano

Clase Ctenocystoidea Robison y Sprinkle, 1969.

Orden Monozonida Orden nov.

Familia Courtessoleidae Fam. nov.

Género *Courtessolea* gen. nov.

Courtessolea moncereti nov. sp.

Orden Pleurozonida Orden nov.

Familia Jugoszovidae Dzik y Orłowski, 1995

Género *Jugoszovia* Dzik y Orłowski, 1995

Jugoszovia archaeocyathoides Dzik y Orłowski, 1995.

Orden Azonida Orden nov.

Familia Conollidae Fam. nov.

Género *Conollia* gen. nov.

Conollia staffordi sp. nov.

Orden Dizonida ord. nov.

Familia Pembrocystidae Fam. nov.

Género *Pembrocystis* gen. nov.

Pembrocystis gallica sp. nov.

Familia Ctenocystidae Sprinkle y Robison, 1978.

Género *Etectenocystis* Fatka y Kordule, 1985.

Etectenocystis bohémica Fatka y Kordule, 1985.

Género *Gilcidia* gen. nov.

Gilcidia smithi (Ubaghs, 1987) comb. nov.

Gilcidia jagoi (Jell, Burret y Banks, 1985) comb. nov.

Gilcidia viviannae sp. nov.

Género *Ctenocystis* Robison y Sprinkle, 1969.

Ctenocystis utahensis Robison y Sprinkle, 1969.

Ctenocystis colodon Ubaghs y Robison, 1988.

Catálogo taxonómico filogenético

Plesion (Clase) Ctenocystoidea

Paraplesion de primer orden (Orden) Monozonida/*Courtessolea moncereti*

Paraplesion de primer orden (Familia) Courtessoleidae/*Courtessolea moncereti*

Paraplesion de primer orden (género) *Courtessolea* /
Courtessolea moncereti

Paraplesion de primer orden *Courtessolea moncereti*

Paraplesion de primer orden (Metataxon Pleurozonida / *Jugoszovia archaeocyathoides* - Azonida / *Conollia staffordi*)

Orden Pleurozonida

Familia Jugoszovidae

Género *Jugoszovia*

Jugoszovia archaeocyathoides

Orden Azonida

Familia Conolliidae

Género *Conollia*

Conollia staffordi

Parascion de primer orden (Orden) Dizonida/*Pembrocystis gallica*

Paraplesion de primer orden (Familia) Pembrocystidae / *Pembrocystis gallica*

Paraplesion de primer orden (género) *Pembrocystis* /
Pembrocystis gallica

Paraplesion de primer orden (especie) *Pembrocystis gallica*

Parascion de primer orden (Familia) Ctenocystidae / *Etoctenocystis bohémica*

Paraplesion de primer orden(especie) *Etoctenocystis bohémica*

Paraplesion de primer orden (género) *Gilcidia*

Gilcidia smithi

Gilcidia jagoi

Gilcidia viviannae

Grupo apical de primer orden (género) *Ctenocystis* / *Ctenocystis utahensis* - *Ctenocystis colodon*

Ctenocystis utahensis

Ctenocystis colodon

Claves prácticas para la identificación de los taxones de la Clase **Ctenocystoidea.**

1- Presencia de un sistema de placas marginales y rastrellum bien diferenciados (2)

- Sistema de placas marginales ausente, placas del rastrellum indistintas o similares a las placas del ctenidio..... **Orden AZONIDA Orden nov.**
(monoespecífico, ***Conollia staffordi* gen. nov. sp. nov.**)

2 - Sistema de placas marginales formado por dos marcos, uno superior y otro inferior (3).

- Sistema de placas marginales formado por un marco inferior, el superior es ausente.....**Orden MONOZONIDA Orden nov.**
(monoespecífico, ***Courtessolea moncereti* gen. nov. sp. nov.**).

3 - Marco superior articulado directamente sobre el marco inferior. Placas laterales del rastrellum incorporadas al marco marginal inferior que queda constituido por cinco placas (IFI, IPI, IPD, ILD e IFD) ... **Orden DIZONIDA Ord. nov. (4).**

- Marco superior e inferior separados por una banda ancha de osículos aciculares. Placas del rastrellum claramente separadas del sistema de placas marginales que esta constituido por numerosos osículos de pequeño tamaño en número superior a diez..... **Orden PLEUROZONIDA Ord. nov.** (monoespecífico, ***Jugoszovia archaeocyathoides* Dzik y Orlowski, 1995).**

4 - Placa SOC con una proyección inferior laminar. Placas ctenidiales sin alabeo apreciable. Placas ctenidiales externas con forma de hacha y muy diferente a las demás. Articulación de la placa ILI con la placa IPI transversal al eje principal de animal.....**Familia Pembrocystidae Fam. nov.** (monoespecífica, *Pembrocystis gallica* gen. nov. sp. nov.).

- Placa SOC sin proyección inferior. Alabeo progresivo hacia el exterior de las placas ctenidiales. Placa ctenidial externa similar a la anterior. Articulación de la placa ILI con la placa IPI subparalelo al eje principal de animal. **Familia Ctenocystidae Sprinkle y Robison, 1978.** (5)

5 -Placas ICI e ICD con estos procesos apenas insinuados (lengüetas) y que no alcanzan el tegumento infracentral. **género Ctenocystis Robison y Sprinkle, 1969** (6)

- Placas ICI e ICD con procesos posteriores (lengüetas) bien diferenciados que invaden el tegumento infracentral (7)

6 - Hombro de las placas IFI e IFD amplio, casi perpendicular al eje principal del animal, con dos escotaduras que reciben a las dos ultimas placas ctenidiales. Placas SOD y SOI con un surco transversal anterior. **Ctenocystis colodon Ubaghs y Robison, 1988.**

-Hombro de las placas IFI e IFD corto, oblicuo, sin escotaduras, recibe a la ultima placa ctenidial. Placas SOD y SOI sin un surco transversal anterior. **Ctenocystis utahensis Robison y Sprinkle, 1969.**

7 -Placas SOD e SOI alargadas, al menos tres veces más anchas que largas. El borde posterior de la placa SOC forma dos ángulos bien marcados. Lengüetas posteriores de las placas ICI e ICD muy estrechas y agudas. Distribución de las placas supracentrales irregular, las infracentrales se

distribuyen al tresbolillo..... **género *Etoctenocystis* Fatka y Kordule, 1985**
(monoespecífico, ***Etoctenocystis bohémica* Fatka y Kordule, 1985**)

-Placas SOD e SOI ovaladas, dos veces más anchas que largas. El borde posterior de la placa SOC es redondeado. Lengüetas posteriores de las placas ICI e ICD muy anchas. Distribución de las placas supracentrales regular, las infracentrales tienen una distribución ortogonal. **género *Gilcidia* gen. nov.** (8)

8. - Placas IFD e IFI con una constricción en la base del diente anterior. Cara lateral externa del cuerpo de las placas IFD e IFI más estrecha que la cara interna. Diente anterior de las placas IFD e IFI oblicuo respecto al cuerpo de la placa.....***Gilcidia viviannae* gen. nov. sp. nov.**

- Placa IFD e IFI sin constricción en la base del diente anterior, el área lamelar del diente entra en contacto con el cuerpo de la placa. Caras laterales del cuerpo de proporciones similares. Eje del diente anterior de las placas IFD e IFI sub-perpendicular al cuerpo de estas placas (9).

9. - Cuerpo robusto. Distribución de las placas supracentrales al tresbolillo. Placas ICI e ICD con lengüetas posteriores agudas, entre las que se sitúan osículos infracentrales. ***Gilcidia jagoi* (Jell, Burret y Banks, 1985) (comb. nov.)**

- Cuerpo grácil. Distribución de las placas supracentrales ortogonal. Placas ICI e ICD con lengüetas posteriores redondeadas, entre las que no se sitúan osículos infracentrales..... ***Gilcidia smithi* (Ubaghs, 1987) (comb. nov.)**

	Ordenes			
	Monozonida	Azonida	Pleurozonida	Dizonida
Altura del cuerpo	muy deprimido	moderadamente deprimido, casi circular	casi tan alto como ancho	moderadamente deprimido
Compleción general del cuerpo	muy robusto	muy fragil, endeble	endeble	robusto
Forma de la sección del cuerpo	trapezoidal, mucho más ancha la base	subcircular	cuadrada, algo mas ancha la base	cuadrada, en "H" tumbada
Marco de placas marginales	presente y único	ausente	presente y doble, superpuestos	presente y doble, superpuestos
Numero y tamaño de las placas marginales	discreto, grandes	ausentes	numerosas, reducidas o residuales	discreto, grandes
Forma de la sección de las placas marginales	triangular, robusta	placas marginales ausentes	oblonga	en T, de perfil aligerado
Rastrellum	amplio, conspicuo	indiferenciado	conspicuo	amplio, conspicuo
Placas del rastrellum	placas externas (IFD, IFI) similares a las internas (ICI, ICD), aunque más anchas en su borde anterior	placas externas (IFD, IFI) similares a las internas (ICI, ICD)	placas externas (IFD, IFI) similares a las internas (ICI, ICD)	placas externas (IFD, IFI) mucho más altas que las internas (ICI, ICD), superponiendose a estas
Forma del ctenidio	oval o reniforme	anular, circular	oval o reniforme	arco dorso-lateral

	Ordenes (continuación)			
	Monozonida	Azonida	Pleurozonida	Dizonida
Última placa del ctenidio	indiferenciada, algo mayor que las demás	indiferenciada, algo mayor que las demás	indiferenciada, algo mayor que las demás	torsionada, mucho mayor que las demás
Inserción de las placas del ctenidio	dorsal, lateral y ventral	perimetral	dorsal, lateral y ventral	dorsal y lateral
Área exhalante del ctenidio	perimetral, dorso-lateral	perimetral	perimetral, dorso-lateral	lateral (por los canales exhalantes laterales)
Placa SOC	Cuerpo mucho mayor que el rostro	rostro hipertrofiado, cuerpo residual	Cuerpo mucho mayor que el rostro	Cuerpo mucho mayor que el rostro
Placas del tegumento ventral	tegumento residual, placas subpoligonales, redondeadas, pequeñas, residuales	placas poligonales, muy finas	placas grandes, poligonales y muy finas	placas pequeñas y muy gruesas, en forma de polea
Placas del tegumento dorsal	placas esferoidales, muy pequeñas	placas poligonales, muy finas	placas grandes, poligonales y muy finas	placas pequeñas y muy gruesas, en forma de polea
Articulación entre placas del tegumento dorsal y ventral	laxa, con espacios entre las placas	sin espacios entre las placas	sin espacios entre las placas	laxa, con grandes espacios entre las placas
Pirámide anal	bien desarrollada	desconocida, probablemente muy poco desarrollada	poco desarrollada	bien desarrollada

		Ordenes (continuación)			
		Monozonida	Azonida	Pleurozonida	Dizonida
Pirámide anal		rodeada por tegumento dorsal, situada por encima del marco marginal	desconocida, pero tuvo que estar necesariamente rodeada por tegumento	situada entre el marco superior y el inferior, membrana periproctal desconocida	situada entre el marco superior y el inferior, membrana periproctal sin placas.
Locomoción		propulsión a chorro	probablemente muy discreto, bombeo de agua por el ctenidio	probable propulsión a chorro	propulsión a chorro + bombeo de agua por el ctenidio hacia canal exhalante
Modo de vida		epibionte	endobionte o semiinfaunal	epibionte	epibionte

DESCRIPTIVA

Orden MONOZONIDA Ord. nov.

(Paraplesion de primer orden Monozonida/*Courtessolea moncereti*)

Derivación del nombre: del griego *Mono-* (μονο-, elemento compositivo que significa “único” o “uno solo”) y *zona* (ζώνη, cinturón, faja, ceñidor) en alusión a la presencia de un único marco de placas marginales.

Diagnosis: Ctenocystoideos con un único marco de osículos marginales de gran tamaño. Las placas del *rastrellum* no forman parte del sistema marginal.

Género tipo: *Courtessolea* gen. nov.

Descripción: La forma del cuerpo es muy deprimida, ancha y robusta. Poseen un único marco de placas marginales que interpretamos como homólogo al *cinctus* (marco marginal) de los Cincta. Las placas de este marco tienen una sección netamente triangular. La cara inferior de la teca es muy plana, sin resaltes ni depresiones. Las placas inframarginales invaden el área central de la teca. El tegumento infracentral es vestigial. El tegumento supracentral ocupa la práctica totalidad de la cara superior y está formado por osículos diminutos. El *rastrellum* es amplio, conspicuo, con las cuatro placas (IFI, ICI, ICD e IFD) bien diferenciadas, si bien no alcanza el margen lateral de la teca. El ctenidio rodea la boca y sus placas se insertan incluso en la cara inferior. Las placas SOI y SOD están subdivididas. El área exhalante del ctenidio es perimetral y dorso-lateral. Formas adaptadas a un modo de vida epibionte.

Distribución: Cámbrico Medio de Francia.

Taxones incluidos: Familia COURTESSOLEIDAE Fam. nov.; *Courtessolea* gen. nov.; *Courtessolea moncereti* gen. nov. sp. nov.

Notas taxonómicas y nomenclaturales: Se propone la creación del Orden Courtessolida para adscribir a la familia Courtessoleidae nov. Fam.

Familia COURTESOLEIDAE Fam. nov.

(Paraplesion de primer orden Courtessoleidae/*Courtessolea moncereti*)

Derivación del nombre: el nombre hace referencia al género *Courtessolea* nov. gen. que es el género nominal de la Familia.

Diagnosis: Esta Familia se caracteriza por poseer el cuerpo muy deprimido, con un anillo marginal único, robusto y con placas de sección triangular. El rastrellum es independiente de las placas marginales. El tegumento infracentral es residual y el supracentral se extiende hasta los márgenes de la teca. Las placas ctenidiales externas se insertan incluso en la cara ventral del animal. Placas SOI y SOD están subdivididas, la placa SOC es robusta.

Género tipo: *Courtessolea* gen. nov.; el único conocido.

Distribución: Cámbrico Medio de la Montaña Negra (Francia).

Notas taxonómicas y nomenclaturales: Se propone la creación de la familia Courtessoleidae para adscribir a *Courtessolea moncereti* gen. nov. sp. nov., la única especie que incluimos en esta familia. *Courtessolea moncereti* gen. nov. sp. nov. presenta caracteres estructurales lo suficientemente significativos y diferenciables del resto de los Ctenocystoidea como para justificar esta propuesta.

Courtessolea gen. nov.

(Paraplesion de primer orden Courtessolea/*Courtessolea moncereti*)

Diagnosis: por ser *Courtessolea* gen. nov. monoespecífico, la diagnosis del género coincide con la dada a continuación para la especie.

Derivación del nombre: género dedicado a Robert Courtessole.

Especies tipo: *Courtessolea moncereti* gen. nov. sp. nov.

Distribución: Cámbrico Medio de la Montaña Negra (Francia).

Descripción: al ser un género monotípico, la descripción coincidirá con la de la especie.

Courtessolea moncereti gen. nov. sp. nov.

(Paraplesion de primer orden *Courtessolea moncereti*)

Derivación del nombre: epíteto específico dedicado a Eric Monceret, descubridor de esta nueva especie.

Diagnosis: una especie de Ctenocystoidea que se caracteriza por poseer el cuerpo muy deprimido, con un anillo marginal único homólogo al anillo inferior de los Ctenocystida, robusto y con placas de sección triangular. El rastrellum es independiente de las placas marginales. El tegumento infracentral es residual y el supracentral se extiende hasta los márgenes de la teca. Las placas externas del ctenidio se insertan incluso en la cara ventral del animal. Placas SOI y SOD están subdivididas, la placa SOC es robusta.

Holotipo: Se designa como Holotipo al único ejemplar conocido, depositado en la Colección Daniel Vizcaíno, Museum National d'Histoire Naturelle de París. Section B, con el número de catálogo IPM-B 49102.

Leg. E y S. Monceret. Saint-Privat-des-Vieux, Francia.

Dimensiones: la teca tiene una longitud estimada en 6,4 mm y una anchura de 4,4 mm, la anchura del ctenidio se estima en de unos 5 mm.

Localidad tipo: Coulouma (Montaña Negra, Herault, Sur de Francia). Punto situado a 570 m al SSE de Coulouma, en el camino del TCF (Touring Club Francia) también conocido como camino de Coll de Treilles. Punto 8 de COURTESOLE 1973, pág. 33.

Estrato tipo: Nivel E, Schistes de Ferrals-les-Montagnes (COURTESOLE,

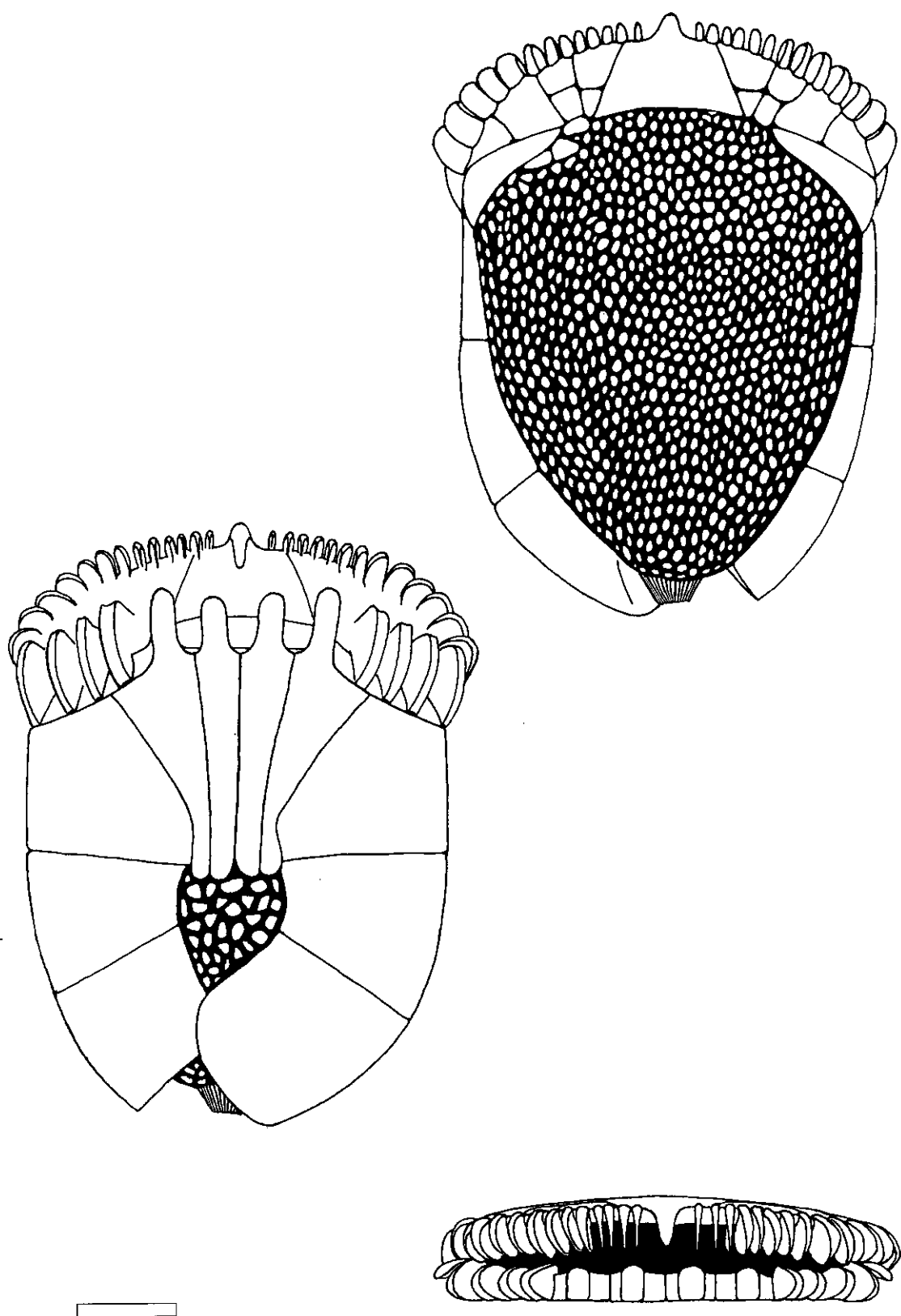
PILLET y VIZCAINO 1988).

Distribución: restringida a la localidad y estrato tipo. Cámbrico Medio medio, Coulouma, Montagne Noire (Sur de Francia).

Descripción: el único espécimen conocido, el holotipo, se ha conservado como un molde natural en pizarra y de él se conservan las caras dorsal y ventral en sendas lajas denominadas parte y contraparte respectivamente. Los osículos se han disuelto; si bien se ha producido una réplica del estroma (espacios no mineralizados situados entre el estereoma) en la mayor parte de los osículos marginales. Estos osículos marginales son masivos y extensos, lo cual contrasta con los osículos de los demás *Ctenocystoideos*.

El extremo anterior de la teca de *Courtessolea moncereti* gen. nov. sp. nov. se ha conservado especialmente bien, lo cual resulta importante dado que es precisamente en este área donde residen los caracteres diagnósticos más importantes de los *Ctenocystoideos*. El grado de conservación es particularmente bueno en el extremo anterior de la cara inferior, donde los osículos apenas han sufrido desarticulación o traslocación. El extremo posterior del animal, más concretamente en su cara superior, la desarticulación y desplazamiento de los osículos es aparentemente importante, aunque debido la poca definición que ofrecen las superficies de los osículos como consecuencia de la meteorización de la roca en esta área impide un estudio más detallado. Por lo expuesto, la reconstrucción de esta especie mantendrá hasta el hallazgo de nuevos ejemplares una serie de indeterminaciones que no afectan a la consideración de los taxones creados para este ejemplar.

Courtessolea moncereti gen. nov. sp. nov. es un *Ctenocystoideo* de tamaño medio a grande con extremos anterior y posterior de contorno semicircular y los laterales rectilíneos y paralelos al eje principal del animal. Es un *Ctenocystoideo* relativamente deprimido, con la cara inferior muy plana y los laterales oblicuos. Posee unos osículos marginales de tamaño grande que dejan en el centro de la cara ventral un área infracentral residual. El rastrellum forma un conjunto amplio y bien distintivo, tiene forma de abanico triangular



Reconstrucción de *Courtessolea moncereti* nov. gen. nov. sp., escala 1 mm

con el vértice medial orientado hacia atrás donde invade parcialmente el tegumento infracentral. En el extremo posterior del rastrellum, los ápices de las cuatro placas son redondeados y están alineados (tranv.). Las placas del rastrellum son unas cinco veces más largas (long.) que anchas (transv.) y de contorno netamente triangular. Estas placas presentan unas articulaciones rectilíneas muy firmes entre sí.

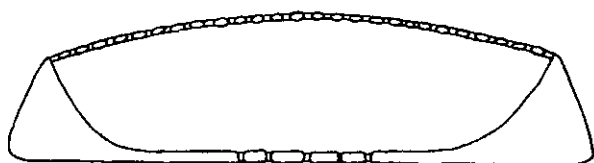
Las placas centrales del rastrellum (ICI e ICD) son más estrechas (transv.), rectas y simétricas que las laterales (IFI e IFD), especialmente en el extremo anterior. Las placas laterales del rastrellum (IFI e IFD) presentan una flexión en el borde posterior. Los dientes del rastrellum son similares entre sí, tienen los laterales paralelos y el extremo anterior redondeado; al igual que toda la cara inferior de la teca, tienen la cara inferior plana y los bordes laterales y frontal verticales. Estos dientes tienen una anchura de 300 μm y una longitud de 600 μm los correspondientes a las placas ICI e ICD y de 700 μm ; la separación entre cada par consecutivo de dientes es de 250 μm . Las tres escotaduras que separan estos dientes son redondeadas. Las bases de estos dientes están situadas a la misma altura (transv.), si bien los dientes de las placas ICI e ICD tienen sus extremos anteriores retrasados con respecto a los dientes de las placas IFI e IFD. A ambos lados de los dientes externos hay una región rectilínea y oblicua de unos 400 μm que junto a otra región similar de la primera placa marginal forman el hombro y soportan a cada serie inferior de las placas del ctenidio.

La placa SOC es grande, con un cuerpo masivo, de gran tamaño y un rostro muy pequeño. La cara dorsal del cuerpo de esta placa es aplanado, en sentido transversal presenta una convexidad muy ligera y uniforme y en sentido longitudinal es aplanada curvándose uniformemente hacia el rostro, que como las demás placas del ctenidio es bien redondeado. Los bordes anteriores de la placa SOC son rectilíneos, tan largos como el rostro y están alineados entre sí. La placa SOC es relativamente delgada ya que tiene un espesor de aproximadamente la quinta parte de su anchura máxima. En norma dorsal la placa SOC tiene un contorno trapezoidal. El borde anterior del cuerpo

de esta placa (transv.) es similar a su longitud (long.) y equivalente a tres quintas partes de la anchura (transv.) del borde posterior, de manera que los laterales del cuerpo de esta placa, que son rectilíneos, tienen una orientación oblicua. El borde posterior de la placa SOC es rectilíneo ligeramente cóncavo y sagitalmente es algo redondeado; esta placa presenta en este margen una banda o rodete poco acentuado que resalta sobre la superficie general del cuerpo de la placa. El rostro es muy corto (long.) y relativamente ancho (transv.).

El ctenidio está constituido por dos series laterales de 18 placas cada una entre las que podemos distinguir dos grupos de placas, uno dorsal y otro ventral. Las placas del grupo dorsal son mucho menores que las del grupo ventral, estas placas presentan una lamela de contorno uniformemente redondeado casi semicircular. El borde externo de estas placas es redondeado en sentido transversal y en él no se aprecian detalles microestructurales. Las placas del grupo ventral. Son de mayor tamaño y presentan unos bordes inferiores externos cóncavos en sentido transversal; el contorno de la lamela es casi rectilíneo coincidiendo con la cara ventral de animal, observándose una importante inflexión en el extremo anterior de estas placas. La base de las placas del grupo ventral no presenta estructuras articulares diferenciadas; en cambio las placas de la serie dorsal presentan estructuras articulares sencillas con el labio inferior aparentemente bien desarrollado y del superior ausente. Las placas de cada serie lateral del ctenidio varían uniformemente de tamaño, siendo muy pequeña la primera de la serie (la adyacente al rostro de la placa SOC) aumentando el tamaño progresivamente hacia el *rastrellum*, que es la mayor. Todas las placas del ctenidio son simétricas respecto a su eje articular o punto de inserción, sin presentar alabeos ni torsiones. Sobre la placa SOC pueden insertarse una o dos placas ctenidiales a cada lado del rostro, el holotipo presenta una en el lado izquierdo y dos en el derecho. En la cara ventral del animal se articula una placa ctenidial sobre las placas laterales del *rastrellum* (IFI o IFD), las otras tres placas del grupo ventral se insertan directamente sobre la primera marginal.

Las placas de soporte del ctenidio son multiples, cada grupo (SOD y SOI) está formado por siete osículos. La disposición de estos osículos parece ser uniforme ya que en el único ejemplar conocido, el holotipo, el grupo de osículos derecho es simétrico respecto al grupo de osículos izquierdos. El mayor de estos osículos es alargado (tranvs.) en forma de cuña y es posterior a todos los demás. A cada lado de la placa SOC se disponen dos de estos osículos, uno anterior y otro posterior, y junto a estos otros dos con la misma disposición, uno anterior y otro posterior. Al lado de estos un osículo cuadrangular de mayor tamaño seguido de otro triangular que forma el extremo anterior lateral del animal. A lo largo del borde anterior de los cuatro osículos anteriores de esta serie se articulan las placas de la serie dorsal de ctenidio.



Sección transvesal de *Courtessolea moncereti*

El marco de placas marginales está formado por un único marco homólogo al marco de placas de los Cincta y homólogo al marco de placas inferior de los

Ctenocystida. Este marco esta formado por tres placas derechas y tres izquierdas que son masivas, muy robustas, altas y con una sección triangular. La cara inferior de estas placas es muy plana, con una anchura (transv.) de dos quintas partes de la anchura máxima de la teca, el extremo marginal es ligeramente convexo. La cara lateral es aplanada pero ligeramente convexa en sentido dorsoventral. Finalmente, la cara ofrecida hacia la cavidad corporal es ligeramente cóncava. La articulación entre dos placas marginales consecutivas es rectilínea. En el extremo posterior de la teca se observa una escotadura que hace visible la pirámide anal desde la cara inferior. Las placas anteriores de la serie marginal forman un hombro que se continua con las placas IFI e IFD.

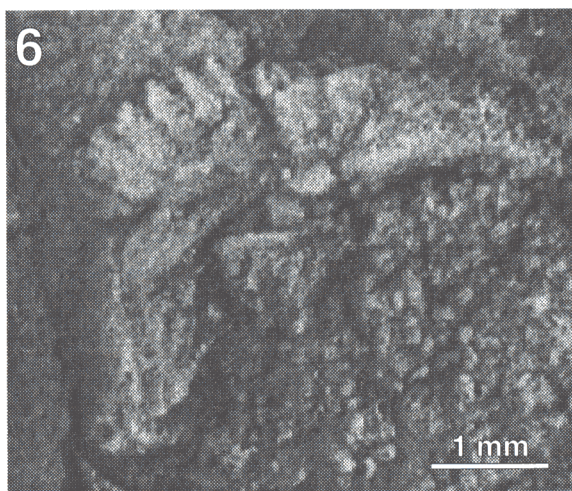
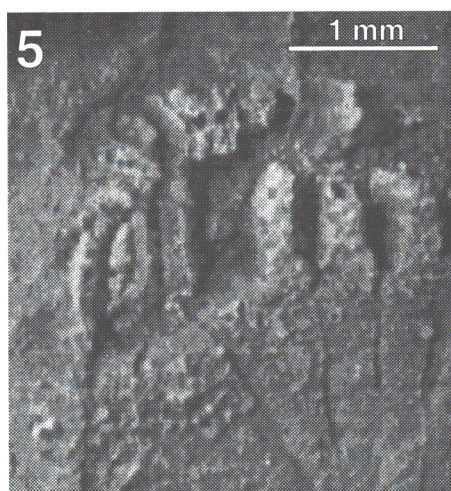
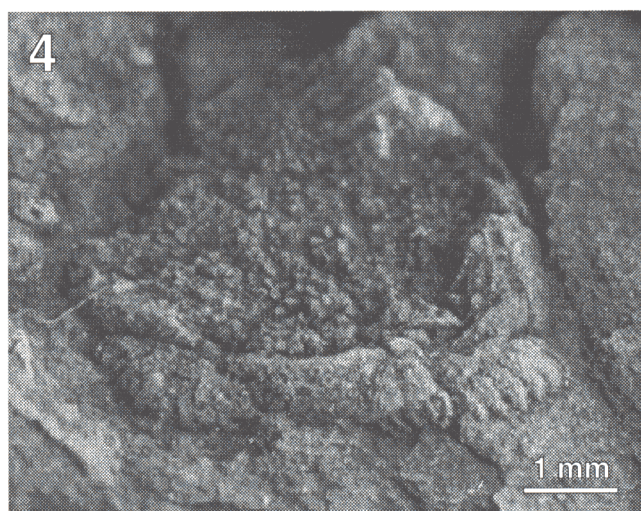
El tegumento infracentral es residual y presenta una anchura de dos septimos de la anchura total de la teca. Está formado por una treintena de osículos bien separados entre sí, de contorno irregular, desde poligonales a elípticos, con tamaños comprendidos entre 50 μm y 100 μm .

El tegumento supracentral es extenso y debió cubrir la práctica totalidad de la superficie dorsal del animal. Su deficiente conservación impide un estudio detallado de su estructura que nos hace confundir la estructura estereomica con los bordes de las placas. Aparentemente el tegumento supracentral esta integrado por osículos subelípticos de muy pequeño tamaño, menores de 100 μm . En el extremo anterior del tegumento supracentral, e inmediatamente por detrás de las placas del conjunto SOI, se observan tres placas subpoligonales de aproximadamente 250 μm , presumiblemente placas de tamaño similar debieron cubrir el área anterior de este tegumento. En el extremo posterior se observan placas aciculares de unos 400 μm de longitud y 100 μm de anchura que constituyen la pirámide anal. En *Courtessolea moncereti* gen. nov. sp. nov., la pirámide anal debió estar rodeada por el mismo tegumento supracentral, al menos en los laterales y margen superior.

***Courtessolea moncereti* nov. gen. nov. sp. Microscopía óptica.**

IPM-B 49102, coll. Daniel Vizcaíno, Museum d'Histoire Naturelle

- 1.- *Courtessolea moncereti* nov. gen. nov. sp. Cara ventral. El marco marginal es muy robusto y encierra un reducido tegumento ventral. Réplica en latex, blanqueado con óxido de magnesio.
- 2.- *Courtessolea moncereti* nov. gen. nov. sp. Cara dorsal. Réplica en latex, blanqueado con óxido de magnesio.
- 3.- *Courtessolea moncereti* nov. gen. nov. sp. Cara ventral. Molde naural en lutita, blanqueado con óxido de magnesio.
- 4.- *Courtessolea moncereti* nov. gen. nov. sp. vista oblicua fronto-dorsal. En el borde inferior de la imagen del especimen se aprecia el ctenidio, la placa SOC y las placas SOD y SOI que son multiples, en esta imagen se observa la sección de una de las placas izquierdas del sistema marginal (en la imagen situada en la derecha). Réplica en latex, blanqueado con óxido de magnesio.
- 5.- *Courtessolea moncereti* nov. gen. nov. sp. ángulo anterior derecho de la cara ventral. Son notables las diferencias existentes entre las placas ctenidiales ventrales y las dorsales (ver figuras 4 y 6). Réplica en latex, blanqueado con óxido de magnesio.
- 6.- *Courtessolea moncereti* nov. gen. nov. sp. ángulo anterior izquierdo de la cara dorsal. Se aprecian las placas multiples SOI y su articulación con las placas del ctenidio. A su derecha aparece la placas SOC que es masiva. por detrás de todas ellas se observa el tegumento dorsal formado por osículos diminutos. Réplica en latex, blanqueado con óxido de magnesio.



Orden PLEUROZONIDA Ord. nov.

(Paraplesion de primer orden Pleurozonida-Azonida)

(metataxon Pleurozonida-Azonida)

Derivación del nombre: del griego *Pleuro-* (πλευρά, costado) y *zona* (del griego ζώνη, cinturón, faja, ceñidor) en alusión a la presencia en sus costados de una banda de placas aciculares situadas entre las placas marginales .

Diagnosis: Ctenocystoideos con dos marcos de osículos marginales de pequeño tamaño, separados por un banda de osículos aciculares (pleura). El *rastrellum* es independiente de los marcos marginales.

Descripción: La forma del cuerpo es muy deprimida, de contorno trapezoidal mucho mas ancho en el extremo anterior que en el posterior. Poseen un marco de placas marginales complejo, formado por dos marcos superpuestos de placas marginales de tamaño pequeño, oblongas o reniformes; entre ambos marcos se dispone una banda de osículos aciculares que conforma las porciones laterales del cuerpo (la pleura). El ctenidio es subanular, de contorno reniforme, con un aspecto similar al que presenta el Orden Courtessolida, posee mas de una treintena de placas ctenidiales que forman dos series laterales similares. Cada serie ctenidial esta formada por osículos que varían poco en tamaño y apenas en la forma, sin alabeos ni torsiones. La placa SOC es robusta. El grupo de placas de soporte del ctenidio (placas SOD y SOI) son multiples. El *rastrellum* tiene forma triangular con un vertice orientado hacia delante y está formado por placas de forma y tamaño similar. Las placas tegumentarias dorsales y ventrales son laminares, de contorno poligonal y en contacto entre si.

El área exhalante del ctenidio es perimetral y dorso-lateral. Formas probablemente adaptadas a un modo de vida epibionte

Taxones incluidos: Familia Jugoszoviidae Dzik y Orłowski, 1995; *Jugoszovia* Dzik y Orłowski, 1995; *Jugoszovia archaocyathoides* Dzik y Orłowski, 1995 .

Distribución: Cámbrico Medio de Polonia.

Notas taxonómicas y nomenclaturales: Se propone la creación del Orden Pleurozonida para adscribir a la Familia Jugoszoviidae Dzik y Orłowski, 1995.

Familia JUGOSZOVIIDAE Dzik y Orłowski, 1995

Diagnosis: Por tratarse Jugoszoviidae Dzik y Orłowski, 1995 de una familia monoespecífica la diagnosis de la familia coincide con la dada para la especie *Jugoszovia archaeocyathoides* Dzik y Orłowski, 1995.

Generos incluidos: *Jugoszovia* (Polonia, Cámbrico Medio)

Género tipo: *Jugoszovia* Dzik y Orłowski, 1995

Distribución: Polonia (Cámbrico Medio)

Jugoszovia Dzik y Orłowski, 1995

Diagnosis: Por tratarse *Jugoszovia* Dzik y Orłowski, 1995 de un género monoespecífico la diagnosis del género coincide con la dada para la especie *Jugoszovia archaeocyathoides* Dzik y Orłowski, 1995.

Derivación del nombre: el nombre deriva de Jugoszów, la localidad tipo (Dzik y Orłowski, 1995).

Especie tipo: *Jugoszovia archaeocyathoides* Dzik y Orłowski, 1995, la única conocida.

Distribución: Cámbrico Medio de Polonia

Descripción: al tratarse de un género monoespecífico, la descripción del género coincidirá con la ofrecida para la especie.

Jugoszovia archaeocyathoides Dzik y Orłowski, 1995

- 1959 *Ayacicyathus* sp.; Orłowski, Archaeocyatha from the Middle Cambrian of the Holy Cross Mts. *Bull. Acad. Polon. Sci., ser Sciences Terre*, Lám. 1 fig. 1-6, lám. 2 fig. 1-2.
- 1959 *Syringocyathus* sp.; Orłowski, Archaeocyatha from the Middle Cambrian of the Holy Cross Mts. *Bull. Acad. Polon. Sci., ser Sciences Terre*, lám. 2 fig. 3.
- 1959 *Syringosnema* sp.; Orłowski, Archaeocyatha from the Middle Cambrian of the Holy Cross Mts. *Bull. Acad. Polon. Sci., ser Sciences Terre*, Lám. 2 fig. 4-5.
- 1959 *Orbicyathus* sp.; Orłowski, Archaeocyatha from the Middle Cambrian of the Holy Cross Mts. *Bull. Acad. Polon. Sci., ser Sciences Terre*, Lám. 2 fig. 6-7.
- 1964 *Syringosnema* sp.; Orłowski, Kambr środkowy i jego fauna we wschodniej części Gór Świętokrzyskich (Middle Cambrian and its fauna in the Eastern part of the Holy Cross Mts.), *Studia Geol. Polon.* 16 Lám. 11 fig. 7.
- non 1964 *Syringosnema* sp.; Orłowski, Orłowski, Kambr środkowy i jego fauna we wschodniej części Gór Świętokrzyskich (Middle Cambrian and its fauna in the Eastern part of the Holy Cross Mts.) *Studia Geol. Polon.* 16 Lám. 11 fig. 8. *pro* Stromatocystitidae
- 1964 *Ajacicyathus* sp.; Orłowski, Orłowski, Kambr środkowy i jego fauna we wschodniej części Gór Świętokrzyskich (Middle Cambrian and its fauna in the Eastern part of the Holy Cross Mts.) *Studia Geol. Polon.* 16 Lám. 11 fig. 9-10. (*corr. pro* *Ayacicyathus* sp. Dzik y Orłowski, 1995)
- 1973 "“Archaeocyathids” from Poland”, Sprinkle, *Morphology and evolution of blastozoan echinoderms*. Special publication. The Museum of Comparative Zoology. Harvard University. Cambridge, Mass. p.111.
- 1985 "Ctenocystoid, undescribed species", Derstler, Studies on the morphological evolution of echinoderms. Tesis Doctoral. University of California. fig. 3-11.
- * 1995 *Jugoszovia archaeocyathoides* Dzik y Orłowski; Primitive ctenocystoid echinoderm from the earliest middle cambrian of Poland, pp. 17-35, Lam. I y II, fig. 3 (*pro parte*), fig. 4.
- non 1995 *Jugoszovia archaeocyathoides* Dzik y Orłowski; Primitive ctenocystoid echinoderm from the earliest middle cambrian of Poland, pp. 17-35, fig. 3.a (*pro parte*), 3.b (*pro parte*), 3.c, 3.d
- 1995 *Jugoszovia archaeocyathoides* Dzik y Orłowski; Friedrich *Neue Nachweise mittelmambischer Cincta (Carpoidea, Echinodermata) aus Marokko, Sardinien und Süd-Wales*. Beringeria Sonderheft (número especial) 2
- 1995 *Jugoszovia archaeocyathoides* Dzik y Orłowski; ZYLINSKA. *Trilobites and accompanying fauna in the Cambrian sequence of the Holy Cross Mountains, Poland*. Beringeria Sonderheft (número especial) 2

Diagnosis: Ctenocystoideos con un sistema marginal esta constituido por dos marcos superpuestos formados por placas marginales de tamaño muy pequeño y separados por una banda de osículos aciculares. El *rastrellum* tiene forma triangular y no esta integrado en el sistema de placas marginales, esta formado por cuatro placas de tamaño y forma similares. El ctenidio esta

formado por placas rectas, sin torsión ni alabeos, que forman dos series laterales de tamaño decreciente desde la placa SOC hacia el rastrellum (enmendada).

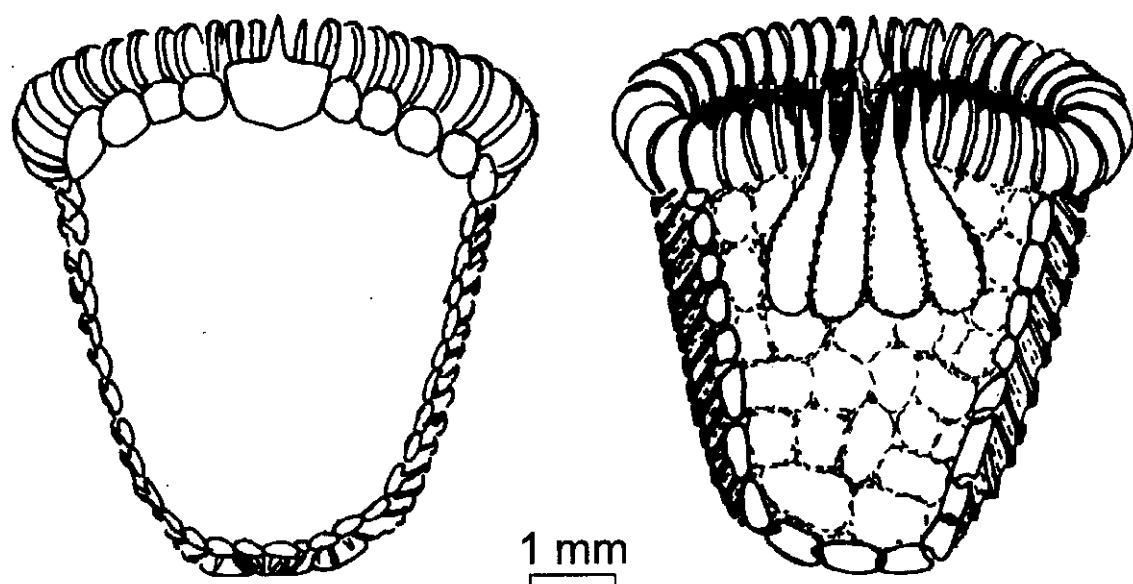
Derivación del nombre: el nombre hace referencia a la similitud entre el ctenidio y el caliz de un arqueociato, lo que explica la interpretaciones previas de estos fosiles como arqueociatos (Orłowski, 1959 y 1964; Dzik y Orłowski, 1995).

Holotipo: UWWG 2.2908 en el Departamento de Geología de la Universidad de Varsovia (Polonia).

Localidad y estrato tipo: Localidad "Jugoszov 1a" de Orłowski, 1964 (Dzik y Orłowski, 1995).

Ejemplares conocidos: Holotipo: UWWG 2.2908 en el Departamento de Geología de la Universidad de Varsovia (Polonia). 116 muestras (Dzik y Orłowski, 1995), entre los cuales estos autores citan:

- UWWG 2.2418 (Dzik y Orłowski, 1995 no figurado)
- UWWG 2.2419 (Dzik y Orłowski, 1995 no figurado)
- non* UWWG 2.2424 (proc. de Jugoszov 3, Orłowski, 1964, lam.11, fig.8; número de serie citado en Dzik y Orłowski, 1995, p.26) *pro* Stromatocystitidae (= "theca" *in* Dzik y Orłowski, 1995).
- non* UWWG 2.2425 (Dzik y Orłowski, 1995, fig. text. 3.c y 3.d; lam.1, fig.7) *pro* Stromatocystitidae (= "theca" *in* Dzik y Orłowski, 1995).
- UWWG 2.2780 (Dzik y Orłowski, 1995, lam.1, fig.6)
- UWWG 2.2803 (Dzik y Orłowski, 1995, no figurado)
- UWWG 2.2804 (Dzik y Orłowski, 1995, no figurado)
- UWWG 2.2843 (Dzik y Orłowski, 1995, lam.1, fig.3)
- UWWG 2.2844 (Dzik y Orłowski, 1995; fig.4.a; lam.1, fig.1)
- UWWG 2.2886 (Dzik y Orłowski, 1995, lam.1, fig.4)
- UWWG 2.2896 (Dzik y Orłowski, 1995; fig. 4.b; lam.1, fig.2)
- UWWG 2.2908 (Holotype, Dzik y Orłowski, 1995; lam.2, fig.1 y 2; fig. 3); *pro parte* Stromatocystitidae (= "theca" *in* Dzik y Orłowski, 1995).
- UWWG 2.2909 (Dzik y Orłowski, 1995 no figurado)
- UWWG 2.2912 (Dzik y Orłowski, 1995 no figurado)
- UWWG 2.2913 (Dzik y Orłowski, 1995, lam.1, fig.8); *pro parte* Stromatocystitidae (= "theca" *in* Dzik y Orłowski, 1995).
- UWWG 2.2914 (Dzik y Orłowski, 1995, lam.1, fig 10)



Reconstrucción de *Jugoszovia archaeocyathoides*

UWWG 2.2915 (Dzik y Orłowski, 1995 no figurado)

UWWG 2.2917 (Dzik y Orłowski, 1995, lam.1, fig.5)

UWWG 2.2918 (Dzik y Orłowski, 1995, lam.1, fig.9)

UWWG 2.2919 (Dzik y Orłowski, 1995 no figurado)

Ejemplares estudiados: se han estudiado un total de 20 ejemplares recolectados por Urbanek, depositados temporalmente en Natural History Museum de Londres, sin número de catálogo.

Distribución: Formación Usarzów, Zonas *Eccaparadoxides insularis* y *Eccaparadoxides pinus*, Cámbrico Medio temprano; en las cercanías de las localidades de Jugoszów (localidades 1a y 3) y Usarzów (localidades 19 y 20) cerca de Sandomierz, Polonia (Orłowski, 1959, 1963; Dzik y Orłowski, 1995).

Descripción: *Jugoszovia archaeocyathoides* tiene un cuerpo aplanado, mas corto (long.) que ancho (transv.). La maxima anchura se encuentra situada en el extremo anterior, en el ctenidio y la minima en el extremo posterior. Los laterales de la teca son rectilineos y oblicuos. El cuerpo de *Jugoszovia*

archaeocyathoides es deprimido, con una altura equivalente a un tercio de la anchura maxima.

El ctenidio es muy ancho, esta formado por dos series de dieciocho placas ctenoidales. Las placas ctenoidales son todas similares entre sí, si bien hay diferencias apreciables en cuanto al tamaño de estas placas. Las placas ctenoidales de menor tamaño son los adyacentes a la placa SOC, el tamaño de las placas aumenta hacia los extremos laterales del ctenidio y despues decrece hacia el *rastrellum*. Las placas del ctenidio tienen una porcion basal (articular) aparentemente no difereciada, con el labio inferior poco evidente y el superior no diferenciado. La porción lamelar es delgada, con un espesor casi uniforme en torno a los 100 μm ; su contorno es casi circular y el borde externo cubre un arco de unos 180°, en la porción basal hay una porción recta de un tercio de la longitud de la placa (300 μm para una placa ctenoidal de 1000 μm de longitud).

La placa SOC es robusta, con un rostro agudo, algo mas corto que el cuerpo de la placa (700 μm para una placa de 1700 μm de longitud total). El cuerpo de la placa SOC es subpentagonal, con la base mas ancha dirigida hacia delante. El cuerpo de esta placa es más ancho (1,9 mm; transv.) que largo (1,2 mm; long.) ; en norma dorsal los bordes anteriores forman un pequeño ángulo de unos 95° con respecto al eje principal del animal y tienen una longitud de 600 μm , sobre ellos se articulan las dos primeras placas ctenoidales de cada serie lateral. Los bordes laterales y posteriores del cuerpo de esta placa son claramente oblicuos con respecto al eje principal y tienen una longitud similar a los bordes frontales. La cara inferior del cuerpo de la placa SOC presenta una estructura engrosada en forma de galón con el vertice orientado hacia atras, la cual tiene una anchura (long.) de unos 500 μm en los extremos laterales y de 700 μm en la linea media; en vista lateral el borde inferior de el cuerpo es agudo o en angulo recto en el borde posterior de la placa y redondeado en el anterior. En norma frontal, el rostro se diferencia de las placas ctenoidales adjacentes tan solo en el espesor (180 μm). En norma dorsal el ápice del rostro es muy agudo, los flancos son rectilineos y forman un

ángulo de 30°. En norma ventral la lamela tiene una porción basal bulbosa, muy redondeada; en su extremo posterior existe una depresión transversal de unos 280 µm que la separa de la porción engrosada en forma de galón que posee el cuerpo de esta placa en su cara ventral.

El *rastrellum* se encuentra bien diferenciado, es independiente del marco de placas marginales y tiene una forma general triangular con un vertice orientado hacia delante. Las cuatro placas del *rastrellum* (IFI, ICI, ICD, IFD) son similares en tamaño y forma; tienen una longitud similar a dos quintas partes de la longitud total del animal y una anchura maxima equivalente a la mitad de la anchura del animal. Estas placas tienen un contorno ahusado con la maxima anchura cerca del extremo posterior que es redondeado. En las placas centrales del *rastrellum* (ICI, ICD) el diente anterior esta casi alineado con el eje principal de la placa, sin embargo, las placas laterales (IFI, IFD) tienen una inflexión importante que es cercana a los 25°. En la cara interna, las placas del *rastrellum* son lisas, sin diferencias microestructurales apreciables con respecto a la cara externa, en la base de los dientes existe un resalte en forma de barra transversal que forma el suelo de la boca; este resalte estan ancho como la placa, este resalte tiene una anchura (long.) de 200 µm y una altura de 250 µm.

El sistema de placas marginales en *Jugoszovia archaeocyathoides* está formado por dos marcos superpuestos. Estas placas tienen un tamaño muy pequeño, menor que las existentes en otros Ctenocystoideos, su número es indeterminado pero se sitúa en torno a la veintena en el marco inferior y a la treintena en el marco superior. Los osículos del marco inferior son de mayor tamaño que los del marco superior, tienen forma ovalada y miden entre 0,7 y 1 mm de longitud, algunas placas tienen depresiones o escotaduras en la cara anterior, en la posterior o en ambas; estas placas pueden continuarse hacia el tegumento infracentral mediante una zona laminar delgada similar a las propias placas infracentrales. Las placas del marco superior son ovaladas o redondeadas, diminutas, casi vestigiales, menores de 500 µm y muchas de ellas no establecen contacto entre sí. Ambos marcos estan unidos por una

banda de placas aciculares dispuestas en diagonal, con el ápice superior situado en posición anterior respecto al inferior, estos osículos tienen una anchura de 100 a 120 μm y una longitud de unos 1500 μm . Esta banda media recorre todo el perímetro de la teca desde el extremo derecho del ctenidio hasta el izquierdo, interrumpiéndose parcialmente en el extremo posterior donde, en la línea media del animal, se sitúa la pirámide anal.

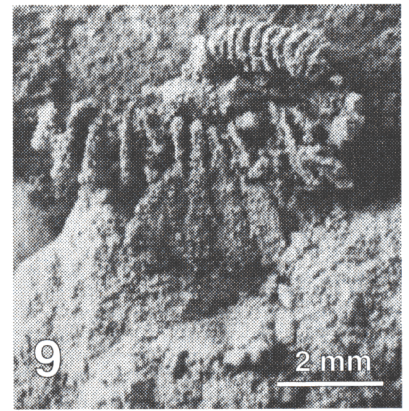
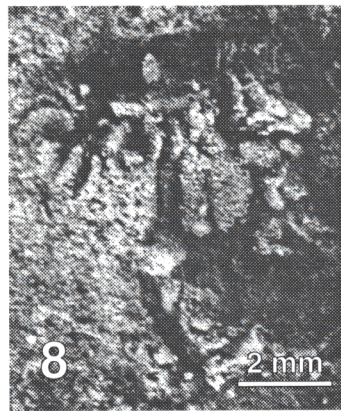
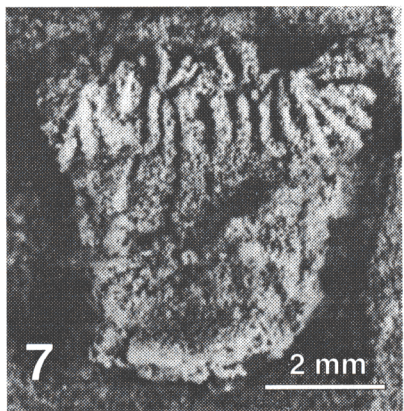
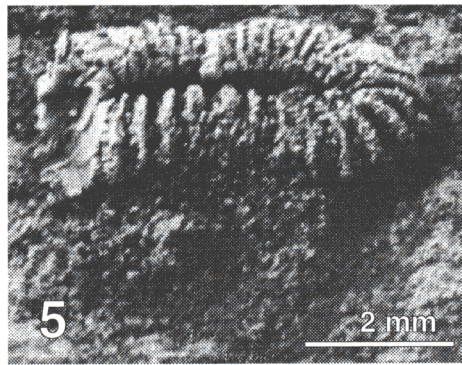
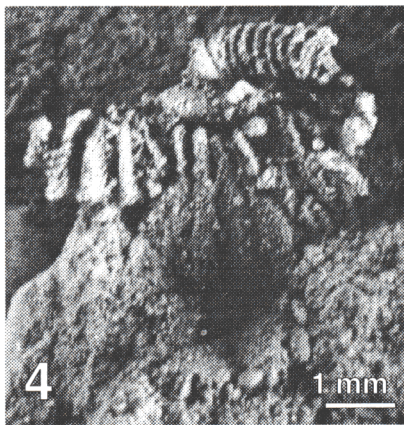
Las placas SOD y SOI son múltiples, formadas por cuatro o cinco osículos ovales de 350 a 600 μm de longitud. Estos osículos se disponen según una línea transversal a ambos lados del cuerpo de la placa SOC; sobre estos osículos se articulan entre ocho o nueve placas ctenidiales dorsales.

Las placas del tegumento infracentral son grandes, poligonales, algo convexas, sin estructuras estereomícas significativas. Las placas están articuladas sin dejar espacios entre sí, las zonas articulares son deprimidas y los límites entre las placas resultan ser poco patentes. Su tamaño varía entre los 600 μm x 500 μm en aquellas situadas entre el rastrellum y el marco marginal inferior y 1200 μm x 800 μm en las situadas cerca del extremo posterior del tegumento infracentral. Las placas del tegumento supradorsal son peor conocidas, aparentemente son similares a las del tegumento infracentral si bien son de menor tamaño.

***Jugoszovia archaeocyathoides* Dzik y Orłowski, 1995. (I) Microscopía óptica.**

- 1.- *Jugoszovia archaeocyathoides* Dzik y Orłowski, 1995. Cara ventral. En este espécimen se ve la cara ventral de la placa SOC rodeada por el ctenidio. Las placas ICI-ICD apenas se insinúan en esta fotografía pero son perfectamente visibles en el ejemplar. En el extremo inferior de la figura se aprecia la parte inferior de la banda marginal media y el marco marginal inferior. Obsérvese el contorno uniformemente redondeado de las placas ctenidiales. Réplica en latex, blanqueado con óxido de magnesio.
- 2.- *Jugoszovia archaeocyathoides* Dzik y Orłowski, 1995. Cara ventral e izquierda. En este espécimen se ve, de arriba a abajo, la mitad izquierda del ctenidio, las placas ICI e IFI y placas parcialmente desarticuladas del tegumento ventral. Réplica en latex, blanqueado con óxido de magnesio.
- 3.- *Jugoszovia archaeocyathoides* Dzik y Orłowski, 1995. Dos especímenes superpuestos, el de la derecha muestra su lateral derecho y en él es especialmente visible el ctenidio. Réplica en latex, blanqueado con óxido de magnesio.
- 4.- *Jugoszovia archaeocyathoides* Dzik y Orłowski, 1995. Cara ventral articulada de un espécimen, en esta réplica no aparece la porción dorsal de la mitad derecha del ctenidio. Notese que el tegumento ventral aparece hundido por lo que el espécimen aparece flexionado ventralmente. Réplica en latex, blanqueado con óxido de magnesio.
- 5.- *Jugoszovia archaeocyathoides* Dzik y Orłowski, 1995. Cara ventral articulada de otro espécimen que presenta el ctenidio muy bien preservado, si bien, en esta réplica aparece un defecto en el extremo derecho. Se aprecia el tegumento ventral. Réplica en latex, blanqueado con óxido de magnesio.
- 6.- *Jugoszovia archaeocyathoides* Dzik y Orłowski, 1995. Vista lateral izquierda del espécimen anterior notese la disposición de las lamelas de las placas ctenidiales. Réplica en latex, blanqueado con óxido de magnesio.
- 7.- *Jugoszovia archaeocyathoides* Dzik y Orłowski, 1995. Cara ventral articulada de otro espécimen. La textura observada no se corresponde con el estereoma del esqueleto sino que es consecuencia del grano de la matriz que es una arenisca. Réplica en latex, blanqueado con óxido de magnesio.
- 8.- *Jugoszovia archaeocyathoides* Dzik y Orłowski, 1995. Cara ventral articulada de otro espécimen. Se aprecia en borde infero-posterior de la placa SOC. Réplica en latex, blanqueado con óxido de magnesio.
- 9.- *Jugoszovia archaeocyathoides* Dzik y Orłowski, 1995. Fotografía con diferente iluminación del espécimen de la figura 4. Se observa claramente el rastrellum y el borde posterior de l marco inferior y algunos osículos del sifón posterior. Réplica en latex, blanqueado con óxido de magnesio.

Continúa ~

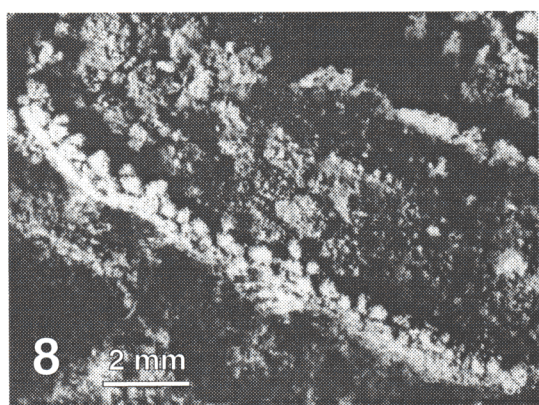
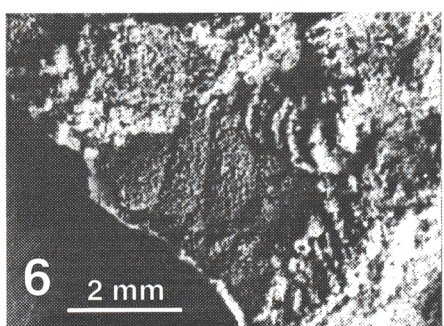
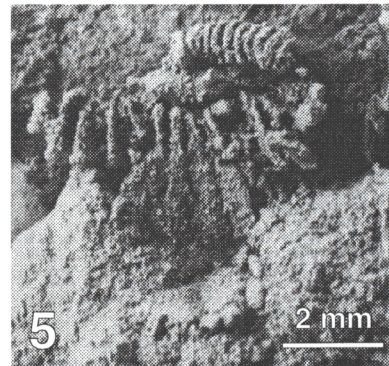
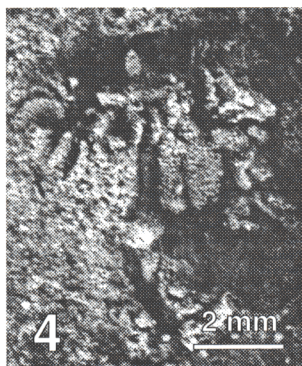
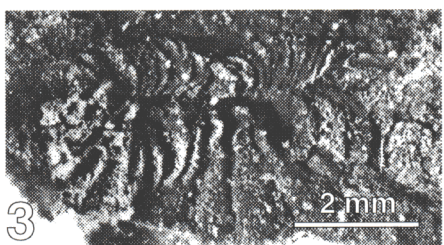
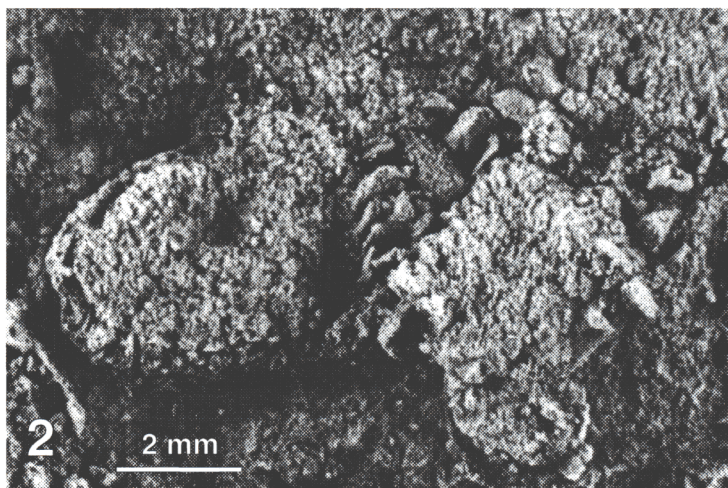


- 10.- *Jugoszovia archaeocyathoides* Dzik y Orłowski, 1995. Este espécimen es sumamente interesante pues representa la cara interna del marco oral. El ctenidio ha caído hacia delante y el tegumento dorsal ha desaparecido por lo que se observa la cara superior del rastrellum en la que destaca el cuerpo de estas placas (la barra transversal situada en el centro de la imagen), en el borde superior de la imagen se ven las placas ctenidiales e inmediatamente por detrás de ellas las placas SOD y SOI múltiples (los osículos esferoidales más claros) así como la cara superior de la placa SOC. Réplica en latex, blanqueado con óxido de magnesio.
- 11.- *Jugoszovia archaeocyathoides* Dzik y Orłowski, 1995. En esta figura se aprecian restos de varios especímenes, pero debemos destacar el situado en el borde inferior ya que en él se ve la banda marginal media. Réplica en latex, blanqueado con óxido de magnesio.
-

LÁMINA 3

***Jugoszovia archaeocyathoides* Dzik y Orłowski, 1995. (II) Microscopía óptica.**

- 1.- *Jugoszovia archaeocyathoides* Dzik y Orłowski, 1995. Cara dorsal casi completa de un espécimen comprimido lateralmente. En el extremo superior de la imagen se aprecia las placas del ctenidio y por detrás las placas múltiples SOI y SOD de las placas. Réplica en latex, blanqueado con óxido de magnesio.
- 2.- *Jugoszovia archaeocyathoides* Dzik y Orłowski, 1995. Cara dorsal de dos especímenes. Réplica en latex, blanqueado con óxido de magnesio.
- 3.- *Jugoszovia archaeocyathoides* Dzik y Orłowski, 1995. Cara ventral. Ctenidio completo y articulado, notese el colapso simétrico de las lamelas por aplastamiento. Réplica en latex, blanqueado con óxido de magnesio.
- 4.- *Jugoszovia archaeocyathoides* Dzik y Orłowski, 1995. ver figura 8 de la lámina 2. Réplica en latex, blanqueado con óxido de magnesio.
- 5.- *Jugoszovia archaeocyathoides* Dzik y Orłowski, 1995. ver figura 9 de la lámina 2. Réplica en latex, blanqueado con óxido de magnesio.
- 6.- *Jugoszovia archaeocyathoides* Dzik y Orłowski, 1995. Extremo anterior de la cara ventral, en el borde derecho se ve parte del sistema marginal. Es de destacar la disposición de los osículos aciculares de la banda medias del sistema marginal. Réplica en latex, blanqueado con óxido de magnesio.
- 7.- *Jugoszovia archaeocyathoides* Dzik y Orłowski, 1995. Conjunto de varios especímenes (lámina 2 figuras 2 y 11 y lámina 3 figura 2). Réplica en latex, blanqueado con óxido de magnesio.
- 8.- Stromatocystitidae indet. detalle de figura 9, compárese el parecido con la figura 11 de la lámina 2; sin embargo es mucho mayor. Réplica en latex, blanqueado con óxido de magnesio.
- 9.- Stromatocystitidae indet. cara inferior. este espécimen se encuentra en las mismas muestras de *Jugoszovia archaeocyathoides* Dzik y Orłowski, 1995. Réplica en latex, blanqueado con óxido de magnesio.



Orden AZONIDA Ord. nov.

(Paraplesion de primer orden Pleurozonida-Azonida)

(metataxon Pleurozonida-Azonida)

Derivación del nombre: del griego *A-* (ἀ-, privativo, carente de) y *zona* (del griego ζώνη, cinturón, faja, ceñidor) en alusión a la ausencia de marco de placas marginales.

Diagnosis: Ctenocystoideos sin sistema de placas marginales. Placas del *rastrellum* indistinguibles de las del ctenidio.

Descripción: La forma del cuerpo es cilíndrica, alargada, con los laterales paralelos y sin marco marginal diferenciado. El ctenidio forma un casquete anterior hemisférico con un gollete o constricción en su base. El área exhalante se sitúa probablemente en la base del ctenidio por encima del gollete. Las placas del *rastrellum* no se diferencian de las del ctenidio más que por su posición. Las placas del ctenidio forman dos series laterales de diez placas que incrementan fuertemente su tamaño hacia porciones ventrales. La placa SOC tiene un cuerpo residual y un rostro hiperdesarrollado. El rostro es lamelar, muy delgado y de contorno elíptico en su base se sitúa el cuerpo de la placa SOC que se encuentra reducido a meras apófisis laterales que sirven de apoyo a las primeras placas del ctenidio. Las placas SOI y SOD no están diferenciadas. El gollete pudo actuar como canal colector de las corrientes exhalantes perimetrales del ctenidio. El tegumento corporal es muy liviano con placas laminares muy delgadas con estereoma retiforme, cada placa presenta procesos externos espiniformes de gran desarrollo. Modo de vida semiinfaunal.

Taxones incluidos: Familia Conolliidae Fam. nov., *Conollia* gen. nov., *Conollia staffordi* gen. nov. sp. nov.

Distribución: Ordovícico superior de Gales

Notas taxonómicas y nomenclaturales: Se propone la creación del Orden

Azonida para adscribir a la Familia Connolliidae.

Familia CONOLLIIDAE Fam. nov.

Diagnosis: Por tratarse Connolliidae nov. Fam. de una familia monoespecífica la diagnosis de la familia coincide con la dada para la especie *Connollia staffordi* gen. nov. sp. nov.

Generos incluidos: *Connollia* gen. nov.

Género tipo: *Connollia* gen. nov., único incluido.

Distribución: Ordovícico superior (Caradoc) de Gales

Género *Connollia* gen. nov.

Derivación del nombre: Nombrado así en honor a Cedric Connolly, descubridor y colector de los ejemplares aquí descritos.

Especie tipo: *Connollia staffordi* gen. nov. sp. nov.

Diagnosis: Un Ctenocystoideo con un ctenidio hemisférico, el tegumento corporal está formado por osículos planos y muy finos con expansiones espiniformes dirigidas hacia atrás; no posee placas marginales diferenciadas. la placa SOC tiene un cuerpo residual y un rostro muy grande y delgado de contorno elíptico y sobrepasa en altura la superficie dorsal del animal.

Especies incluidas: *Connollia staffordi* nov. sp.

Distribución geográfica y estratigráfica: Ordovícico superior (Caradoc) de Gales. Este es el único Ctenocystoideo conocido que no es de edad Cámbrico Medio, por lo que resulta ser otro ejemplo del "efecto Lázaro" (ERWIN 1996) tras un lapso de unos ochenta y cinco millones de años sin registro de Ctenocystoideos.

Descripción: al tratarse de un género monotípico la descripción del género será coextensiva con la descripción de *Conollia staffordi*, que es esdecrita a continuación.

Conollia staffordi gen. nov. sp. nov.

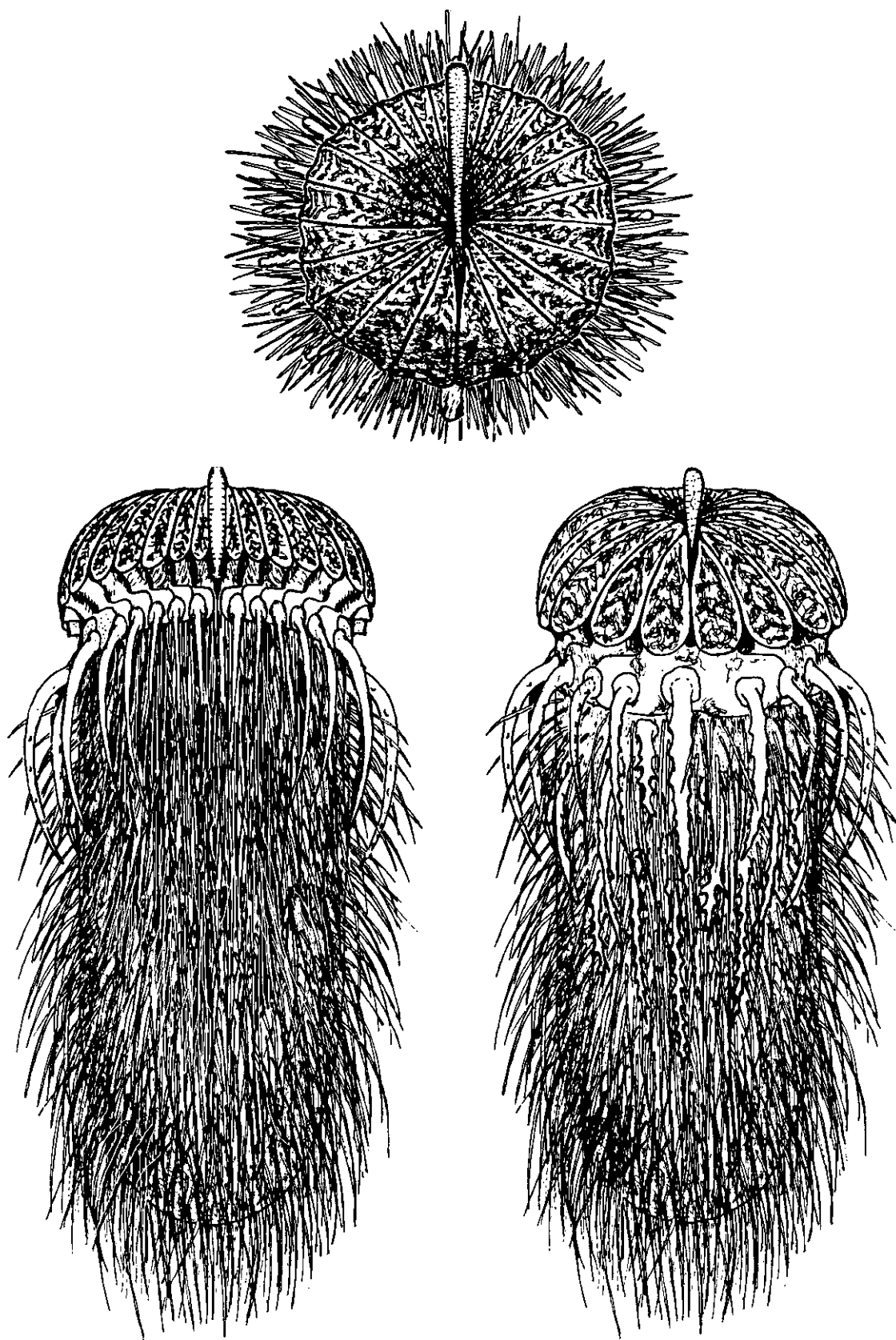
Derivacion del nombre: nombrada así en honor a Mr. Stafford propietario de los terrenos donde fueron encontrados y colectados los ejemplares aquí estudiados.

Diagnosis: por monotipia la diagnosis de la especie coincide con la dada para el género.

Localidad y estrato tipo: Caradoc de Clarboston Road (Gales), en una pequeña cantera en la granja de Mr. Stafford.

Material estudiado: Colección de Paleontología del Natural History Museum, muestras , EE 5903, EE 5904, EE 5905, EE 5906, EE 5907, EE 5908, EE 5909a, EE 5909b, EE 5910, EE 5911, EE 5912, EE 5913, EE 5914, EE 5915, EE 5916, EE 5917, EE 5918, EE 5919, EE 5920, EE 5921, EE 5922, EE 5923, EE 5924, EE 5925, EE 5926, EE 5927, EE 5928a , EE 5928b, EE 5929a, EE 5929b, EE 5930, EE 5931, EE 5932 y EE 5933

Descripción: *Conollia staffordi* sp. nov. posee un prominente ctenidio hemisferico situado en el extremo anterior. El cuerpo es alargado, de sección oblonga, algo achatado dorso ventralmente. El esqueleto corporal está formado por numerosos osículos planos y muy finos con unas expansiones espiniformes muy características, de forma que al contemplar el animal externamente, se distingue el contorno del animal definido por los ápices de las proyecciones de sus placas, ofreciendo un aspecto más voluminoso que el que realmente tiene el cuerpo.



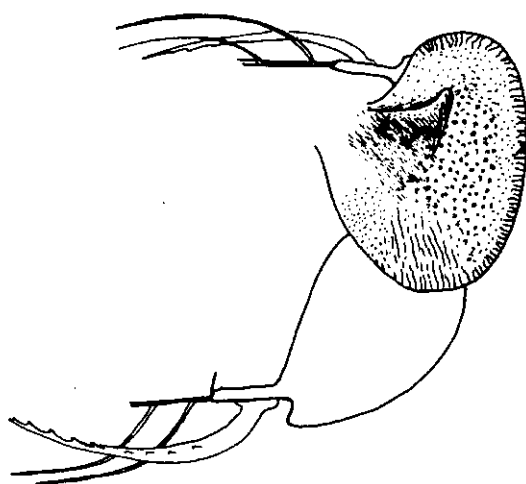
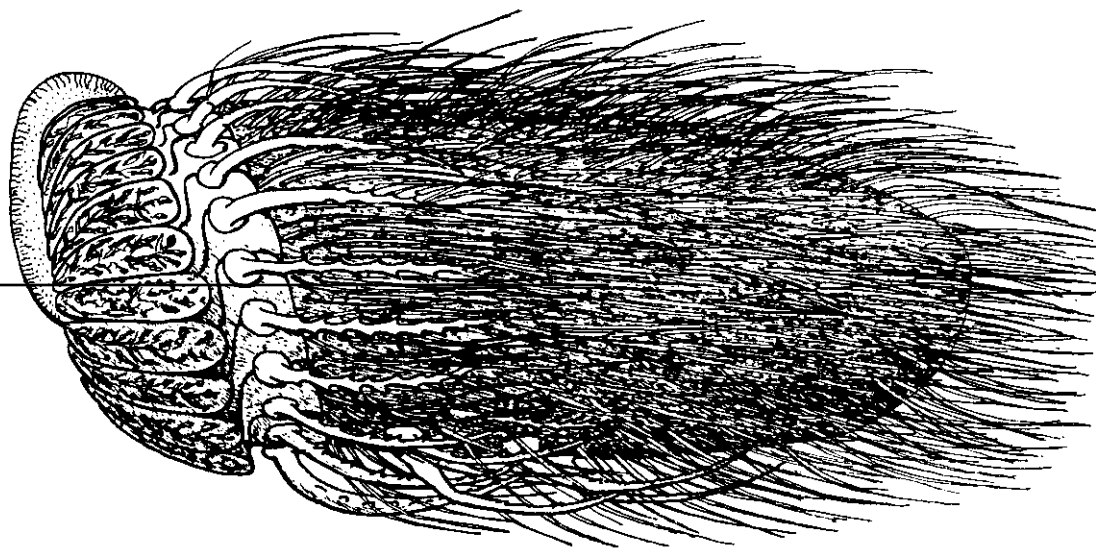
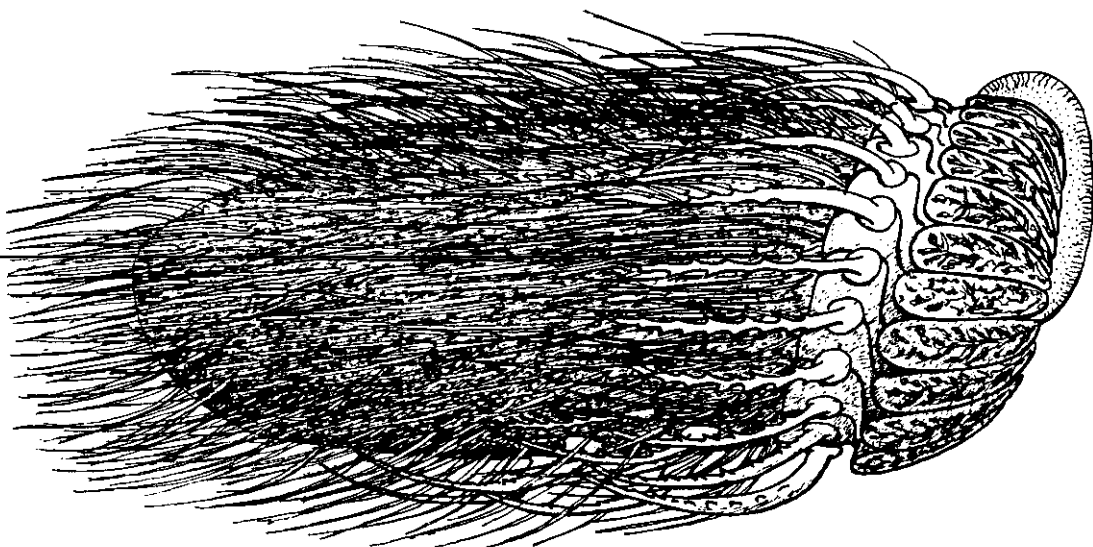
Reconstrucción de *Conollia staffordi* gen. nov. sp. nov.; vistas frontal, superior e inferior

El ctenidio posee un aspecto muy característico y distintivo. Tiene una forma general hemisférica, con el extremo anterior suavemente aplanado y el conjunto se encuentra algo inclinado hacia adelante, con el borde superior ligeramente adelantado respecto al inferior. En vista frontal el contorno del ctenidio es nítidamente circular. El ctenidio presenta, por detrás de la porción hemiesférica una constricción anular o cuello que hemos denominado golléte mediante el cual se une al tegumento corporal.

Las placas del ctenidio y *rastrellum* son todas similares en forma pero no en tamaño ya que forman una serie decreciente dorsalmente. Estas placas ajustan muy bien entre si, y en posición distendida dejarían una ranura muy fina.

El conjunto del ctenidio esta compuesto por un osículo dorsal medio (SOC) y por dos series laterales de doce osículos ctenidiales. Los osículos ctenidiales tienen una zona lamelar amplia de sección triangular, su borde externo forma un arco circular de casi 90°, prolongandose tangencialmente hacia atras en una extension que casi alcanza la longitud del radio del arco anterior. Las caras laterales de las lamelas tienen una capa de estereoma simple perforado con poros muy oblicuos profundizando hacia atrás. La inclinación de estos poros es tal que pueden dar un aspecto de estereoma galeriforme con los poros corriendo paralelos a al superficie lamelar. La porción medular de la lamela presenta un estereoma laberíntico con algunos pilares bien definidos que se dirigen hacia la superficie externa de la lamela. Esta estructura medular es visible en la cara externa de la lamela donde forma una ornamentación característica.

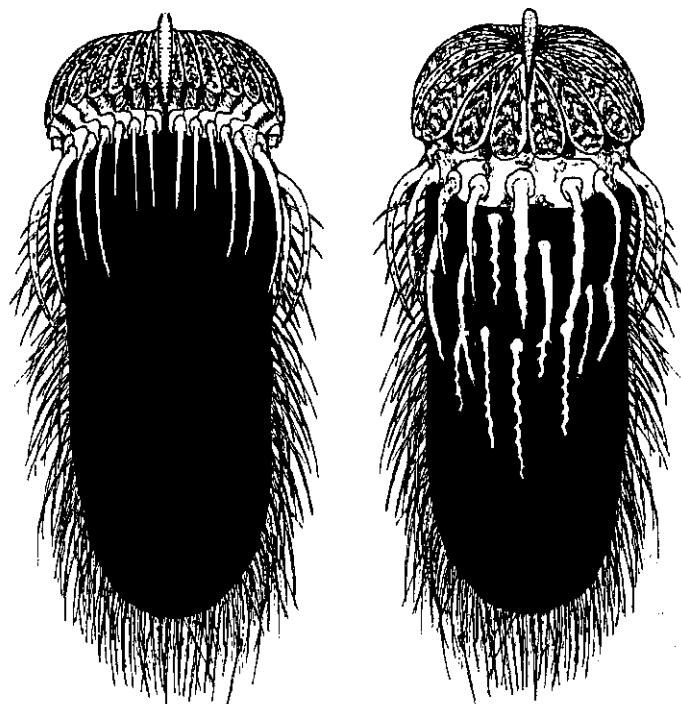
En la zona posterior o base de cada osículo del ctenidio existe una extensión en forma de aleta (extensiones alares) que se imbrica sobre la base del osículo inmediatamente dorsal llegando a alcanzar la base del osículo situado mas alla del inmediato dorsal. Estas extensiones alares son aplanadas, ligeramente convexas en sentido longitudinal y transversal y en su superficie presentan un estereoma con perforaciones irregularmente



Reconstrucción de *Conollia staffordi* gen. nov. sp. nov.; vistas laterales y vista de la placa SOC

distribuidas. Los extremos anterior y posterior de estas extensiones alares son muy delgados por lo que en los fósiles tienden a romperse y a presentar por lo tanto, un contorno irregular.

La placa SOC presenta un rostro hiperdesarrollado y un cuerpo residual. El rostro tiene un contorno ovoide que sobresale de la superficie del ctenidio a manera de quilla. La forma y estructura de esta placa es especialmente evidente en los ejemplares EE-5911 y EE-5916. El cuerpo de esta placa es muy reducido pareciendo un tubérculo lateral del rostro. En norma dorsal el cupero de la placa SOC tiene un contorno triangular y queda cubierto por las porciones basales de las placas ctenidiales dorsales. El rostro de la placa SOC sobrepasa ventralmente el punto central del ctenidio situándose el borde superior de las placas ICI e ICD a los lados de este, el resto de las placas del ctenidio (IFI-IFD y las placas del ctenidio *s. str.*) se apilan en dos series laterales que disminuye de tamaño progresivamente hacia el dorso, donde las dos últimas de la serie entran en contacto con la cresta dorsal del rostro.



Conollia staffordi gen. nov. sp. nov.; situación de las espinas gruesas

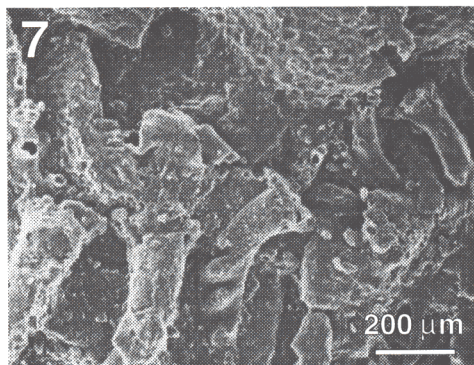
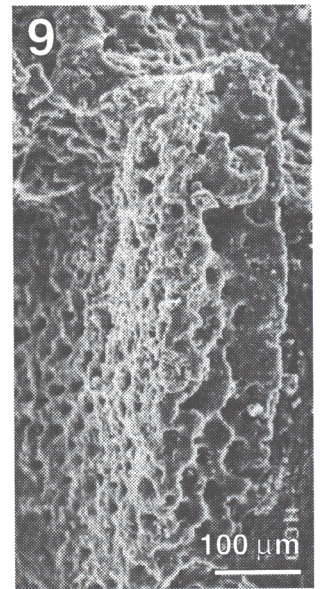
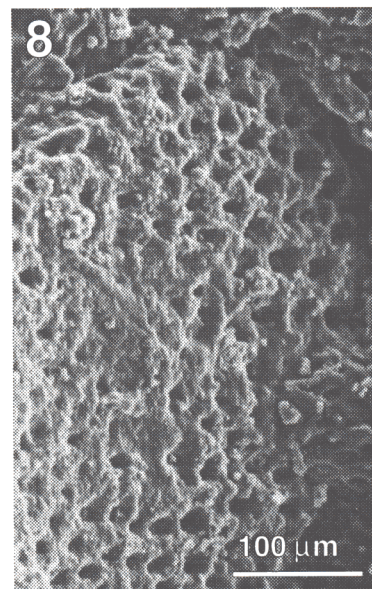
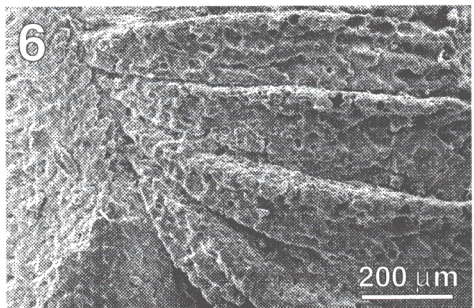
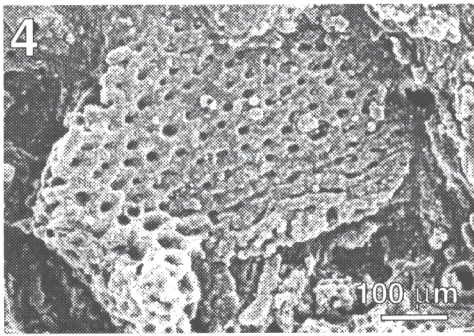
El tegumento corporal esta integrado por placas poligonales grandes y muy finas. Estas placas estan formadas por una capa simple de estereoma retiforme. Los poros de este estereoma tienen una distribución regular exagonal, presentan un diametro de 15 a 20 μm y las trabéculas que los separan tienen una sección de unos 8-10 μm . La finura y delicadeza de estas placas hacen que sean muy frágiles por lo que el contorno de estas placas en

los fósiles está fracturado. De estas placas surgen expansiones en forma de espina fina o muy fina . Estas espinas son largas, por lo común de mas de 1mm de longitud, en la base son perpendiculares a la placa pero enseguida se flexionan hacia atrás, quedando su porción media y apical paralela a la superficie corporal. Estas espinas no se encuentran articuladas a las placas sino que son autenticas expansiones del estereoma. En las proximidades de la espina, el estereoma se hace más denso y los poros más pequeños. En un mismo individuo encontramos diferentes tipos de espinas, desde una muy finas con aspecto capilar a otras gruesas, cónicas con prominencias laterales o incluso ramificaciones, lo que nos lleva a suponer en la formación de las espinas de aspecto capilar como una pérdida de las trabéculas de un pilar concreto del estereoma. Las espinas gruesas presentan una base muy robusta y se sitúan predominantemente en la cara ventral del cuerpo del animal. Por otro lado, superpuesto al gollete se sitúa una serie anular de estas grandes espinas cuyo tamaño disminuye dorsalmente. Las espinas de mayor tamaño se encuentran en la cara ventral, proximas al ctenidio o en el gollete, desde esta posición el tamaño de las espinas disminuye hacia el extremo posterior del animal y hacia el dorso. Las espinas de mayor tamaño presentan cerca de la base unas series laterales de espinas agudas que distalmente se redondean y llegan a formar tubérculos o a desaparecer. En algunos casos estas espinas forman autenticas ramificaciones que presentan a su vez espinas y tubérculos. En otras ocasiones, no se puede hablar de la existencia de un eje de la espina (espinas axótomas) sino que el “eje” está formado por las sucesivas espinas laterales (espinas holótomas). El resto de las espinas carecen de tubérculos laterales y distinguimos dos tipos, unas de diametro medio y otras muy finas o capilares; en las primeras podemos encontrar, ocasionalmente, pequeños esbozos de tubérculos cerca de la base.

***Conollia staffordi* gen. nov. sp. nov. (I) Microscopía electrónica.**

Serie tipo

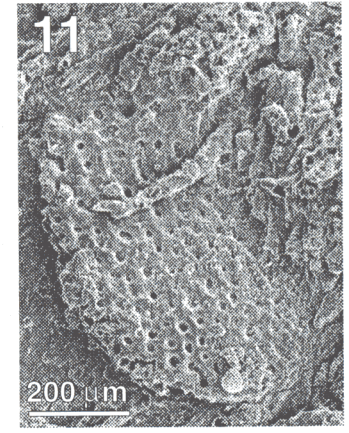
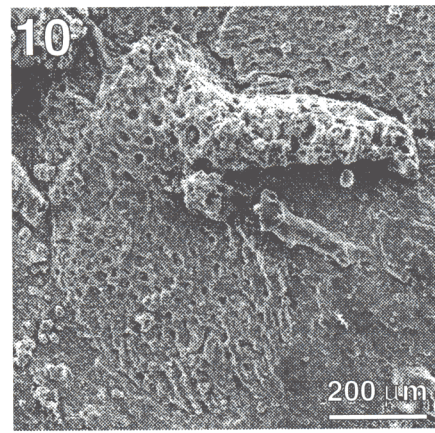
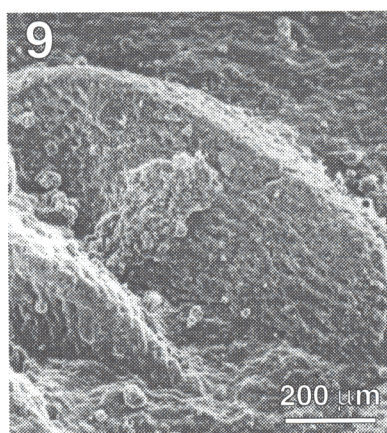
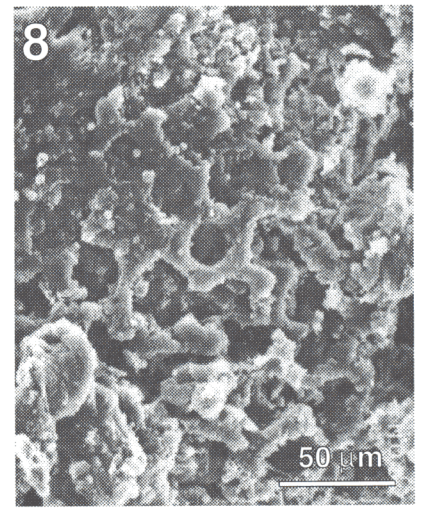
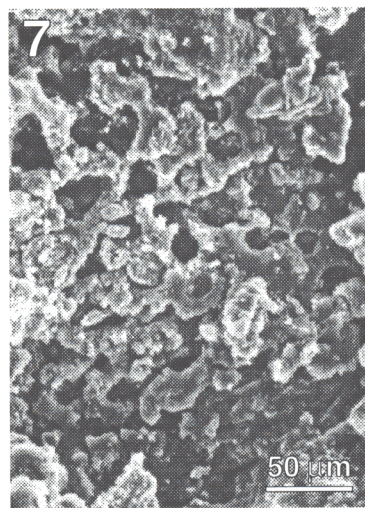
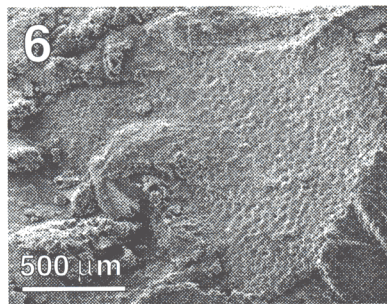
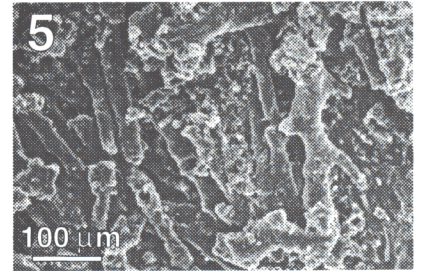
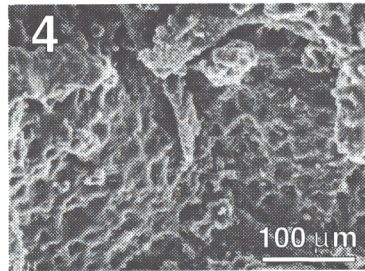
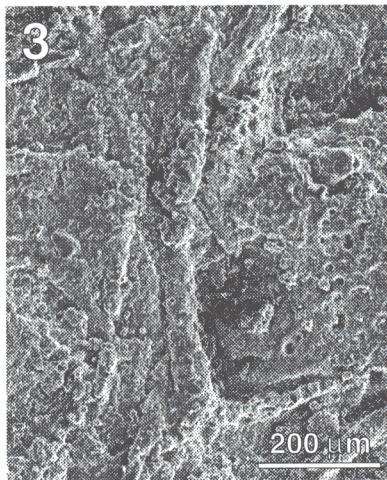
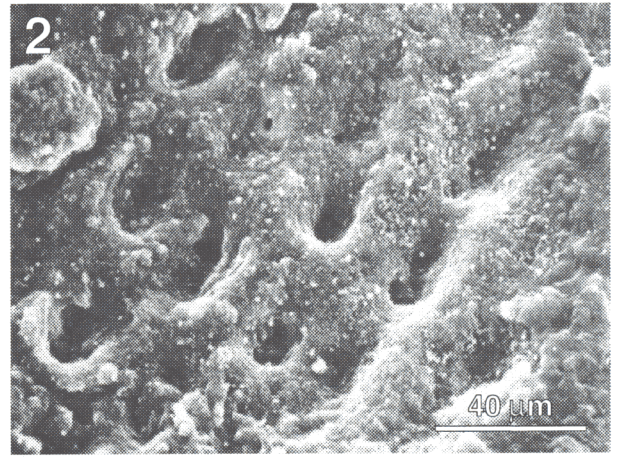
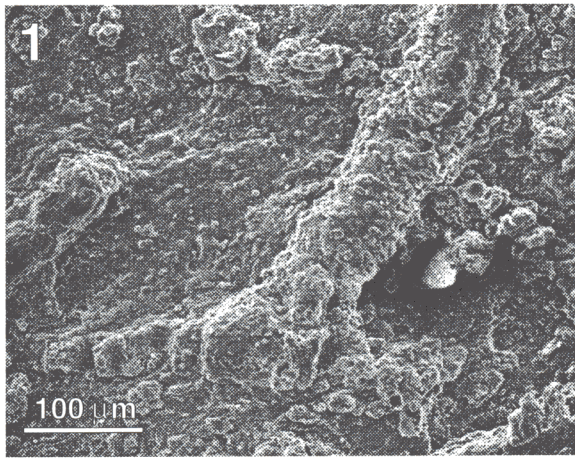
- 1.- *Conollia staffordi* gen. nov. sp. nov. Especimen EE 5913, es un ejemplar colapsado visto desde su lateral izquierdo, en él se ve claramente el gollete y las grandes espinas de este área. También aprecia el contorno del cuerpo. Replica en latex, SEM, recubrimiento de oro.
- 2.- *Conollia staffordi* gen. nov. sp. nov. Holotipo, especimen EE 5916. Este ejemplar muestra la cara ventral. El ctenidio se encuentra sin desarticular pero reorientado ventralmente. En la cara ventral del cuerpo se encuentran espinas de tamaño variado, pero destacan las de gran tamaño con prominencias laterales. En este especimen también aprecia el contorno del cuerpo. Replica en latex, SEM, recubrimiento de oro.
- 3.- *Conollia staffordi* gen. nov. sp. nov. Especimen parcialmente desarticulado en el que se la aprecia parte anterior del cuerpo. El ctenidio ha colapsado en abanico. Replica en latex, SEM, recubrimiento de oro.
- 4.- *Conollia staffordi* gen. nov. sp. nov. placa ctenidial aislada situada en la muestra EE 5909a, Destaca el gran tamaño de la red estereomica. Replica en latex, SEM, recubrimiento de antimonio-oro.
- 5.- *Conollia staffordi* gen. nov. sp. nov. Especimen EE 5911, es un ejemplar colapsado en vista semifrontal izquierda, hacia la derecha se aprecian placas tegumentarias. Replica en latex, SEM, recubrimiento de antimonio-oro.
- 6.- *Conollia staffordi* gen. nov. sp. nov. Especimen-EE 5911, detalle del borde externo de las placas ctenidiales; en el que destaca su estructura: dos láminas monocapa externas se encuentran soportadas y separadas por un entramado laberintico. Replica en latex, SEM, recubrimiento de antimonio-oro.
- 7.- *Conollia staffordi* gen. nov. sp. nov. Especimen EE 5913, detalle del gollete. En la parte superior de la figura se encuentra las bases de las placas ctenidiales de las que destaca una de sus alas. Por debajo encontramos espinas tuberculadas de gran tamaño. Replica en latex, SEM, recubrimiento de antimonio-oro.
- 8.- *Conollia staffordi* gen. nov. sp. nov. especimen EE 5913, detalle de la superficie ctenidial, comparese el tipo de estereoma con el existente en la muestra EE 5909a. Replica en latex, SEM, recubrimiento de antimonio-oro.
- 9 *Conollia staffordi* gen. nov. sp. nov. Especimen EE 5910, detalle del borde externo de una placa ctenidial; como en la figura 6, dos láminas monocapa externas se encuentran soportadas y separadas por un entramado laberintico. Replica en latex, SEM, recubrimiento de oro.



***Conollia staffordi* gen. nov. sp. nov. (I) Microscopía electrónica.**

Serie tipo

- 1.- *Conollia staffordi* gen. nov. sp. nov. detalle de una placa tegumentaria. La espina (estructura cilíndrica diagonal) es una proyección de una placa tegumentaria (estructura horizontal). La sección es mucho más fina que el diámetro de la espina. Replica en latex, SEM, recubrimiento de antimonio-oro.
- 2.- *Conollia staffordi* gen. nov. sp. nov. Detalle de la superficie lamelar, se aprecia la disposición oblicua del eje de los poros estereómicos. Replica en latex, SEM, recubrimiento de antimonio-oro.
- 3.- *Conollia staffordi* gen. nov. sp. nov. base de otra espina, la placa es la estructura horizontal de la parte inferior de la imagen. Se aprecia la naturaleza monocapa perforada del estereoma. Replica en latex, SEM, recubrimiento de oro.
- 4.- *Conollia staffordi* gen. nov. sp. nov. detalle del gollete del espécimen EE5913. Se figuran dos alas superpuestas de la base de las placas ctenidiales. Replica en latex, SEM, recubrimiento de oro.
- 5.- *Conollia staffordi* gen. nov. sp. nov. Espinas tegumentarias dorsales, una de ellas ramificada. Replica en latex, SEM, recubrimiento de oro.
- 6.- *Conollia staffordi* gen. nov. sp. nov. Especimen EE 5911, detalle de la placa SOC. Se aprecia el cuerpo residual situado a la izquierda de la imagen y el contorno general elíptico del borde externo. Replica en latex, SEM, recubrimiento de oro.
- 7.- *Conollia staffordi* gen. nov. sp. nov. Detalle del estereoma de varias placas tegumentarias. Replica en latex, SEM, recubrimiento de oro.
- 8.- *Conollia staffordi* gen. nov. sp. nov. Detalle del estereoma marginal de una placas tegumentarias. Observese la disposición regular hexagonal así como la relación entre las trabéculas y los poros y compárese con existente en la base de las espinas (figuras 1 y 3) que es mucho más compacto. Replica en latex, SEM, recubrimiento de antimonio-oro.
- 9.- *Conollia staffordi* gen. nov. sp. nov. Placa ctenidial. Replica en latex, SEM, recubrimiento de oro.
- 10.- *Conollia staffordi* gen. nov. sp. nov. Placa ctenidial del espécimen EE 5920. Replica en latex, SEM, recubrimiento de oro.
- 11.- *Conollia staffordi* gen. nov. sp. nov. Placa ctenidial del espécimen EE 5920. Replica en latex, SEM, recubrimiento de oro.



ABRIR CONTINUACIÓN CAP. 7





ABRIR CAPÍTULO 7

Orden DIZONIDA Ord. nov.

(Parascion de primer orden Dizonida/ *Pembrocystis gallica*)

Derivación del nombre: del griego *Di-* (δίς, elemento compositivo que significa “dos”) y *zona* (ζώνη, cinturón, faja, ceñidor) en alusión a la presencia de dos marcos marginales superpuestos.

Diagnosis: Ctenocystoideos con dos anillos superpuestos de oscículos marginales de gran tamaño y de sección en “T”, dispuestos en series concretas y fijas. El *rastrellum* está integrado en el marco inferior del que forma la mitad anterior. Ctenidio con placas que varían tanto en el tamaño como en la forma (*nov.*, ver comentarios a continuación).

Descripción: Ctenocystoidea con el cuerpo moderadamente deprimido, con dos marcos superpuestos de placas marginales, conspicuos, uno superior y otro inferior, ambos con una sección en forma de “T”. Las placas marginales tienen un tamaño relativamente grande. Las placas marginales de menor tamaño miden en torno a un cuarto de la longitud corporal total. Estas placas marginales son de gran tamaño relativo y se disponen en series concretas y fijas, las placas posteriores del ciclo superior pueden encontrarse subdivididas si bien este particular representa variación interindividual dentro de una misma población. Las articulaciones entre las placas del marco superior no coinciden con la posición de las articulaciones del marco inferior por lo que las placas de un ciclo se contraponen con las del otro. La inserción de las placas ctenidiales se efectúa en posición dorso-lateral, nunca en el área inferior de la teca. El *rastrellum* constituye la mitad anterior del marco marginal inferior, ya que las placas IFI e IFD forman parte del marco marginal.

Las placas del tegumento dorsal y ventral son de contorno ovalado, redondeado o fusiforme, de diámetro pequeño y gran espesor, en vista lateral presentan una constricción que las confiere un aspecto de polea y se encuentran muy separadas unas de otras.

Las especies de este Orden presentan en los costados del cuerpo un

canal lateral longitudinal que probablemente podría actuar como área exhalante. Se trata de formas adaptadas a un modo de vida epibionte, presumiblemente con movimiento activos por propulsión a chorro.

Taxones comprendidos: Familia Ctenocystidae SPRINKLE y ROBISON, 1978 que comprende los géneros *Ctenocystis* ROBISON y SPRINKLE, 1969, *Etoctenocystis* FATKA y KORDULE, 1985 y *Gilcidia* gen. nov. y Familia Pembrocyctidae Fam. nov. con un único género *Pembrocyctis* gen. nov.

Distribución: Cámbrico medio de Europa (Francia, Dinamarca, Bohemia y Gales), Australia (Tasmania) y Norteamérica (Utah e Idaho).

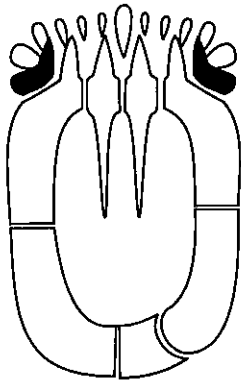
Comentarios: Este orden, tal y como es aquí descrito, es coextensivo con la antigua familia Ctenocystidae SPRINKLE y ROBISON, 1978, el Orden Ctenocystida UBAGHS y ROBISON, 1988 y con la Clase Ctenocystoidea ROBISON y SPRINKLE, 1969. El Orden Ctenocystida fue propuesto por UBAGHS y ROBISON, 1988 para “completar la jerarquía taxonómica a la cual las especies descritas de Ctenocystoideos son asignadas” (traducción del original). En la descripción original del Orden, UBAGHS y ROBISON 1988, p. 4, le asignan los caracteres propios de la Clase, remitiendo para ello a la descripción de SPRINKLE y ROBISON 1978, pp. T998-T1001. Debemos destacar que en ese momento, las únicas especies conocidas eran *Ctenocystis utahensis* ROBISON y SPRINKLE, 1969; *C. smithi* UBAGHS, 1987; *C. jagoi* JELL, BURRETS y BANKS, 1985, *C. colodon* UBAGHS y ROBISON, 1988 y *Etoctenocystis bohémica* FATKA y KORDULE, 1985. Estas especies fueron incluidas en la Familia Ctenocystidae SPRINKLE y ROBISON, 1978 por los autores que las describieron entre 1978 y 1988 (SPRINKLE y ROBISON, 1978 [ROBISON y SPRINKLE, 1969]; FATKA y KORDULE, 1985; JELL, BURRETS y BANKS, 1985; UBAGHS, 1987 y UBAGHS y ROBISON, 1988). Así, los conceptos de Clase Ctenocystoidea ROBISON y SPRINKLE, 1969; Orden Dizonida Ord. nov. y Familia Ctenocystidae SPRINKLE y ROBISON, 1978 resultaron ser coextensivos al agrupar a las mismas especies.

El hallazgo de *Pembrocyctis gallica* gen. nov. sp. nov., la descripción de la nueva Familia Pembrocyctidae, así como la descripción de los tipos

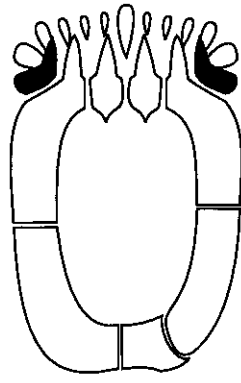
morfológicos existentes dentro de la Clase Ctenocystoidea han hecho necesaria una modificación del concepto de Orden Dizonida Ord. nov. y por lo tanto han permitido acotar con propiedad las características del Orden Dizonida Ord. nov. que queda redefinido con los caracteres descritos anteriormente.

	Familias de Dizonida	
	Pembrocystidae	Ctenocystidae
Forma general del cuerpo	trapezoidal, con el extremo posterior más estrecho (tranv.) que el anterior.	oval o subrectangular
Extremo posterior del cuerpo	estrecho, con procesos laminares inferiores en forma de aletas	redondeado, con o sin procesos posteriores espiniformes en ambos marcos, nunca procesos laminares.
Anchura del Ctenidio	más ancho que el cuerpo	más estrecho que el cuerpo
Estructura de las placas externas del ctenidio	porción lamelar separada de la base por un brazo cilíndrico	porción lamelar unida directamente a la base
Torsión de las placas externas del ctenidio	torsion moderada	con fuerte torsión
Borde exterior de las placas externas del ctenidio	indiferenciado	muy grueso, frecuentemente ornamentado
Superficie estereomica externa	muy porosa (estroma > estereoma)	porosidad media o baja (estroma < estereoma)
Hombro de las placas IFI e IFD	convexo (en sentido horizontal y vertical)	rectilíneo, oblicuo.
Placa ILI	corta, con extremos anterior y posterior similares y rectilíneos	larga, el extremo anterior es rectilíneo, el posterior es curvo y se sitúa por debajo de la placa IPI
Placas del tegumento infracentral	superficie externa esferoidal	superficie externa aplanada o cóncava, siempre con los márgenes netos

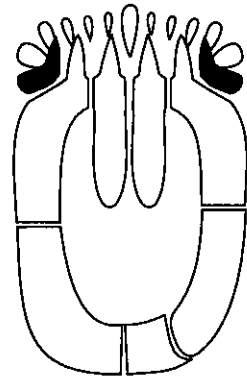
Ctenocystidae



Etectenocystis

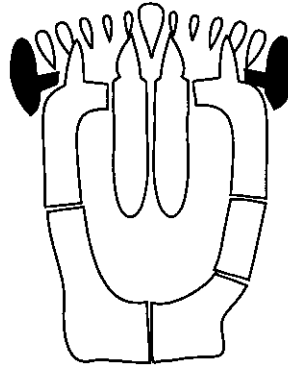


Ctenocystis



Gilcidia

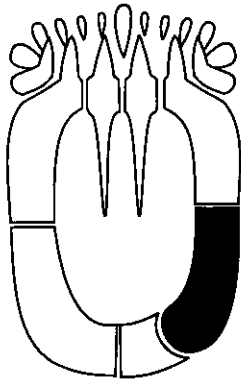
Pembrocystidae



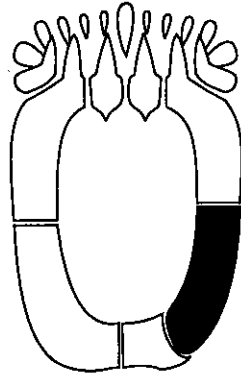
Pembrocystis

Placa externa
del ctenidio

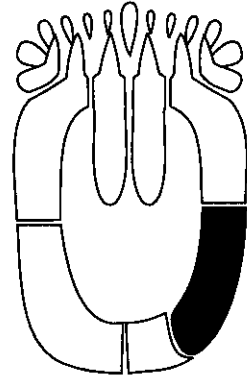
Ctenocystidae



Etectenocystis

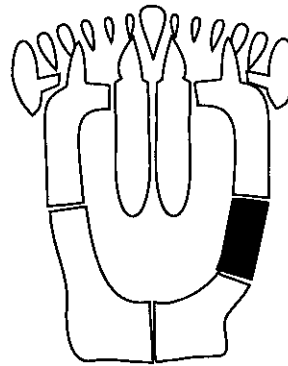


Ctenocystis



Gilcidia

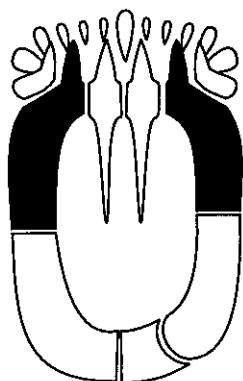
Pembrocystidae



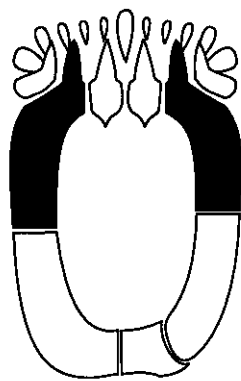
Pembrocystis

Placa ILI

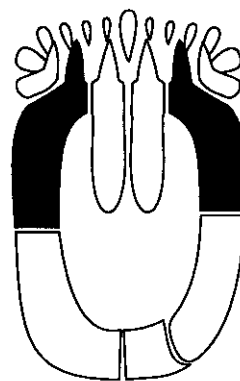
Ctenocystidae



Ectotenocystis

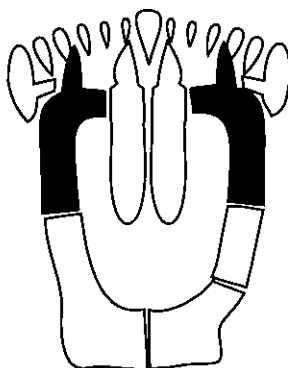


Ctenocystis



Gilcidia

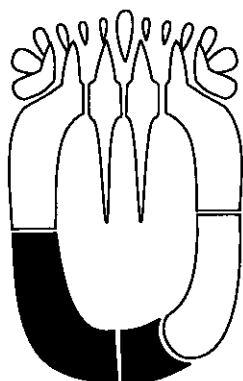
Pembrocystidae



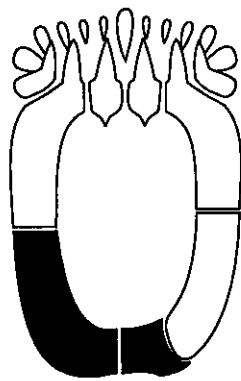
Pembrocystis

Hombro de las
placas IFD-IFI

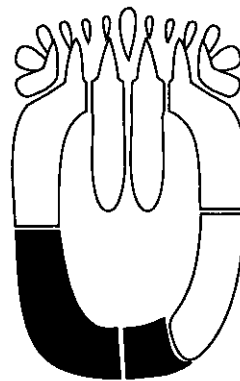
Ctenocystidae



Ectotenocystis

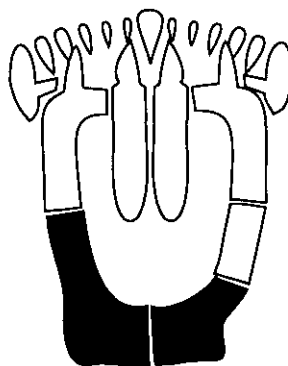


Ctenocystis



Gilcidia

Pembrocystidae



Pembrocystis

Aletas de las
placas IPI-IPD

Familia PEMBROCYSTIDAE nov. Fam.

(Paraplesion de primer orden Pembrocystidae/*Pembrocystis gallica*)

Diagnosis: una Familia de Ctenocystida caracterizada por poseer una placa SOC con una lámina inferior media que divide el orificio oral en dos campos. El ctenidio es claramente mas ancho que el cuerpo. Las placas ctenidiales externas tienen forma de hacha o mazo, carecen de la torsión característica de los Ctenocystidae y se articulan con la apófisis superior de las placas IFD e IFI mediante un brazo. Las placas IPI y IPD presentan unas expansiones posteriores laminares de gran desarrollo. La superficie esquelética externa es muy porosa. (nov.).

Género tipo: *Pembrocystis* gen. nov., el único conocido.

Distribución: Cámbrico Medio de Gales.

Descripción: Al tratarse de una familia monoespecífica aquí ofreceremos una descripción sucinta. El cuerpo muestra su máxima anchura en el extremo anterior, más concretamente en el ctenidio. La placa SOC es muy grande y posee una proyección ventral en forma de espátula o lamina que divide frontalmente la boca en dos campos. Las placas ctenidiales son rectas y aún las más externas apenas presentan alabeo. Las placas ctenidiales externas tienen una forma bien diferente de las otras placas del ctenidio, tienen forma de hacha o maza, con el extremo anterior lamelar, el posterior grueso y redondeado y se articulan con la apófisis superior de las placas IFD e IFI mediante un brazo. Las placas centrales del *rastrillum* (ICI, ICD) poseen unas lengüetas posteriores anchas y redondeadas. La articulación de la placa ILI con la placa IPI es transversal al eje principal de animal.

Pembrocystis gen. nov.

(Paraplesion de primer orden *Pembrocystis/Pembrocystis gallica*)

Diagnosis: por ser *Pembrocystis* gen. nov. un género monoespecífico la diagnosis del género coincide con la dada para la especie tipo.

Derivación del nombre: el nombre hace alusión a Pembroke, el nombre de la región donde fué encontrado el fósil, hasta hace poco un condado de Gales.

Especie Tipo: *Pembrocystis gallica* gen. nov. sp. nov., la única especie conocida hasta el momento.

Distribución: Cámbrico Medio de Gales

Descripción: Las placas, especialmente las que conforman el area anterior presentan articulaciones laxas, con áreas articulares restringidas a pequeñas zonas. Algunos de los osículos dejan grandes espacios entre sí, como por ejemplo las placas SOI e SOD con las placas SFI e SFD. Adicionalmente las placas del ctenidio estan relativamente separadas entre si, al menos en los ápices anteriores ya que en norma dorsal tienen forma de cuña y sus bases quedan proximas. El conjunto superior dorsal de placas posteriores al ctenidio SOD, SOC y SOD es más ancho que el resto del cuerpo del animal, de hecho la maxima anchura en *Pembrocystis* gen. nov. se encuentra precisamente en esta zona de la teca. Estas diferencias en la posición de la maxima anchura corporal le da a *Pembrocystis* gen. nov. un caracteristico aspecto trapezoidal, mucho mas ancho en el extremo anterior que en el posterior.

La placa SOC es ancha, robusta, con un rostro corto y muy ancho en la base y presenta una prolongacion ventral que divide el campo oral en dos mitades. En norma frontal se aprecia otra notable caracteristica: el aspecto carenado del dorso del animal. *Pembrocystis* gen. nov. tiene un aspecto groseramente triangular mientras que las especies de Ctenocystidae tienen un aspecto desde oval a cuadrangular. Este aspecto triangular o carenado de *Pembrocystis* gen. nov. es debido fundamentalmente al gran desarrollo que

presenta la placa SOC tanto en volumen como en altura. El extremo posterior del marco marginal está formado por varios osículos, con una disposición aún no bien conocida debido a la naturaleza fragmentaria de los fósiles estudiados.

En la cara inferior de la teca, las placas ICI e ICD presentan unas lengüetas posteriores que penetran en el tegumento infracentral, estas expansiones posteriores son largas y alcanzan en nivel el extremo posterior de las placas IFI e IFD, esta lengüeta posterior tiene una longitud mucho mayor que el diente lamelar anterior de la misma placa. En la parte posterior del marco inferior de placas marginales, la placa marginal ILI no sobrepasa el extremo anterior de la placa IPI, por lo cual esta última forma parte también del rodete inframarginal. En el extremo posterior de la teca aparecen dos aletas horizontales relativamente grandes.

Pembrocystis gallica gen. nov. sp. nov.

(Paraplesion de primer orden *Pembrocystis gallica*)

- 1987 *Ctenocystis* sp. Jefferies, Lewis y Donovan 1987: *Protocystites menevensis*- a stem-group Chordate (Cornuta) from the Middle Cambrian of South Wales. *Palaeontology*, 30 (3): p.438

Diagnosis: una especie de Ctenocystidae caracterizada por poseer una placa SOC con una lámina inferior media que divide el orificio oral en dos campos. El ctenidio es claramente mas ancho que el cuerpo. Las placas ctenidiales externas tienen forma de hacha o mazo y se articulan con la apófisis superior de las placas IFD e IFI mediante un brazo, careciendo de la torsión característica de los Ctenocystidae. El hombro de las placas IFI e IFD es curvo y no acoge a ninguna placa ctenidial. La articulación ILI-IPI es transversal e indistinta de la articulación IFI-ILI. La superficie esquelética externa es muy porosa. Las placas IPI y IPD presentan unas expansiones posteriores laminares de gran desarrollo.

Derivación del epíteto específico: el epíteto *gallica* hace alusión al Pais de Gales, lugar de donde proceden los fósiles conocidos de esta especie.

Holotipo: Ejemplar E62936. E62936 a: corresponde aproximadamente a la cara “ventral” del animal, mientras que E62936 b corresponde *grosso modo* con la cara “dorsal”. Este ejemplar se encuentra muy desarticulado pero en él se distinguen un buen número de caracteres diagnosticos.

Paratipos: E62935, E62936, E62940, E62946, E62947, E62948, E62949, E62951, E62953, E62988, E62989, E62990, E62991, E62992, E62993, E62994, E62995, E62996, E62997, E62998 , E62999, E63000, E63001, E63002, E63003, E63005, E63045; todos ellos Procedentes de la Localidad 2 (NGR SM 7850 2425).

Localidad tipo: Localidad 2 de Jefferies, Lewis y Donovan, 1984; en el borde del acantilado situado al Oeste de la bahia de Porth-y-Rhaw, cerca de St.

David's, Dyfed, Gales. NGR SM 78492 24252. (JEFFERIES, LEWIS y DONOVAN, 1987, p. 438, text-fig. 7).

Otras localidades: *Localidad 1* de Jefferies, Lewis y Donovan, 1987; situada en la zona intermareal, 24 m por debajo del más bajo de dos rellanos existentes en el acantilado situado al Este de la bahía de Porth-y-Rhaw, cerca de St. David's, Dyfed, Gales. NGR SM 78596 24235.

Localidad 3 de Jefferies, Lewis y Donovan, 1984; en el borde del acantilado oeste de Porth-y-Rhaw, cerca de St. David's, Dyfed, Gales. NGR SM 7850 2425.

Estrato tipo: Parte media de la zona *Hypagnostus parvifrons*, en la parte inferior de la zona de *Paradoxides davidis*; grupo Menevian; Series de St. David's. Cámbrico Medio (JEFFERIES, LEWIS y DONOVAN, 1987, p. 438-441, text-fig. 8 y 9).

Notas nomenclaturales: La designación del holotipo ha planteado problemas de elección entre los ejemplares estudiados debido a la naturaleza fragmentaria de todos el material estudiado, así como por la desarticulación y dislocación de las placas y osículos. De entre todos los fósiles estudiados, los ejemplares E62994a-b, E62947a-b y E62936a-b destacaban por la información anatómica y por los detalles diagnósticos que presentaban; finalmente se designó a E62936 pues, aunque los elementos esqueléticos están muy disociados y no se aprecia la forma general del animal, si presenta una excelente información diagnóstica. Por otra parte, este ejemplar ha resultado ser uno de los más importantes en los trabajos de reconstrucción de la especie pues ha permitido observar la estructura de algunos elementos esqueléticos desde unos ángulos tales que nos han permitido comprender la estructura tridimensional de los mismos.

Material estudiado: Colección del Departamento de Paleontología del Natural History Museum: E62922 (a-b), E62935 (a, b), E62936(a, b), E62940 (a, b), E62946 (a, b), E62947 (a, b), E62948 (a, b), E62949 (a, b, c), E62951 (a, b), E62953 (a, b), E62967 (a, b), E62988, E62989, E62990 (a, b), E62991 (a, b),

E62992 (a, b), E62993 (a, b), E62994 (a, b), E62995 (a, b), E62996 (a, b), E62997 (a, b), E62998 (a, b), E62999 (a, b), E63000 (), E63001 (a, b), E63002 (a, b), E63003 (a, b), E63004 (a, b), E63005, E63045 (a, b).

Se han estudiado la totalidad de los ejemplares de "*Ctenocystis* sp." procedentes de Porth-y-Rhaw (Dyfed, Gales). Las muestras se encuentran depositadas en las colecciones del Departamento de Paleontología del Natural History Museum de Londres procedentes de estos niveles han sido revisadas previamente por diferentes investigadores (R. P. S. Jefferies, D. Lewis, S. K. Donovan, C. R. C. Paul, entre otros).

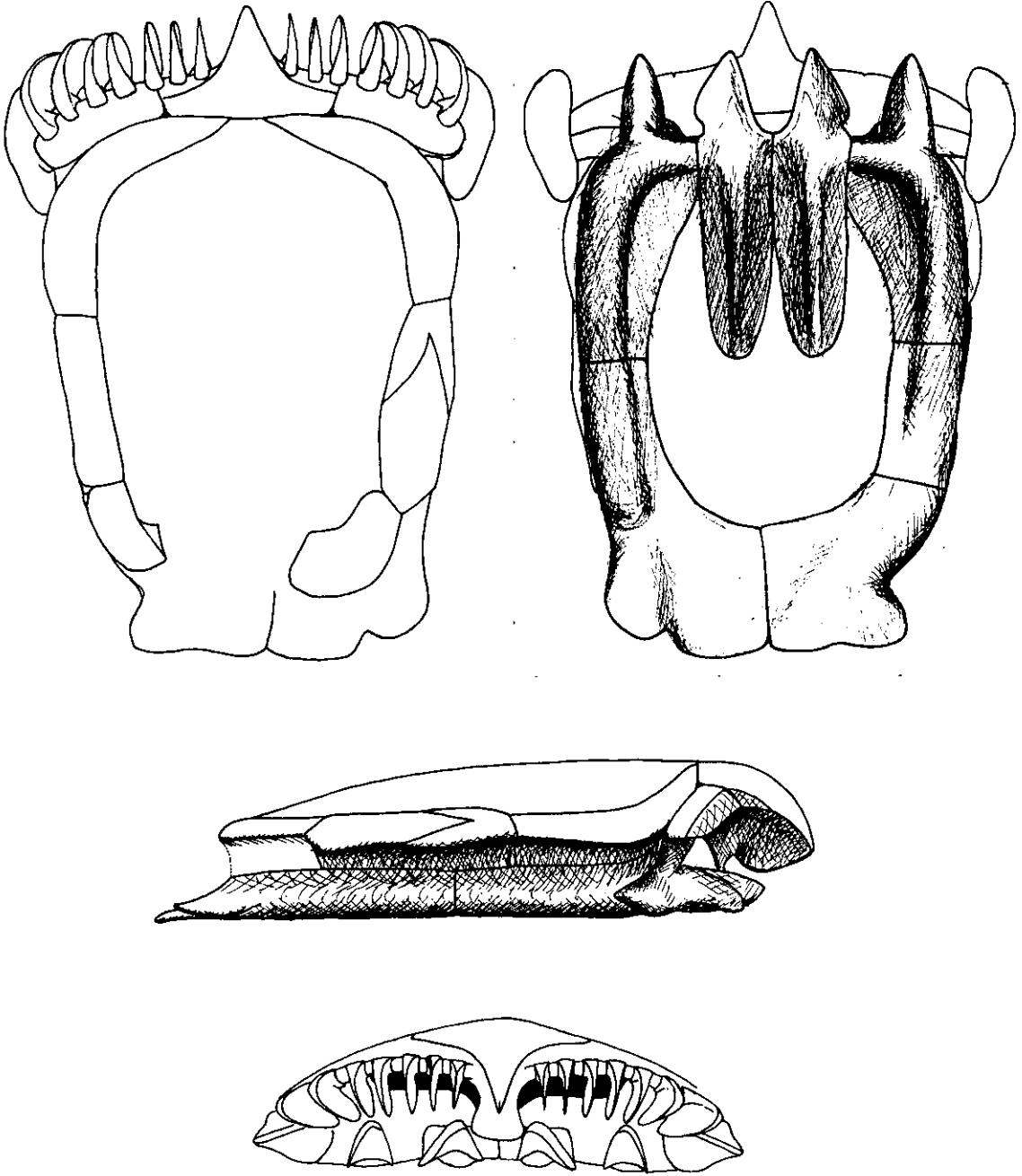
La mayor parte del material consiste en placas disociadas aisladas o bien cúmulos de osículos. Estos últimos se encuentran desde parcialmente articulados hasta muy desarticulados. Entre el material estudiado no hemos encontrado ningún ejemplar articulado y completo. Los fósiles acompañantes de esta localidad suelen aparecer con fuertes distorsiones de carácter tectónico (JEFFERIES, LEWIS y DONOVAN, 1987), sin embargo entre los especímenes de *Pembrocystis* no hemos detectado este particular. La explicación a este fenómeno puede ser el pequeño tamaño de estos tafones con respecto a los demás fósiles de esta localidad y por lo tanto un comportamiento diferencial en el seno de la roca tectónicamente deformada (Jefferies com. personal).

Datos de colecta:

- ▶ E62922: coll. R. P. S. Jefferies y M. Lewis. Loc. 1. Noviembre de 1983.
- ▶ E62967: coll. C. R. C. Paul, M. Lewis y C. G.; Loc. 2.
- ▶ E62935, E62936, E62940, E62946, E62947, E62948, E62949, E62951, E62953: coll. R. P. S. Jefferies y M. Lewis; loc. 2, Noviembre de 1983.
- ▶ E62988, E62989, E62990, E62991, E62992, E62993, E62994, E62995, E62996, E62997, E62998, E62999, E63000, E63001, E63002, E63003, E63005, E63045: coll. R. P. S. Jefferies y M. Lewis; loc. 2, Abril de 1984.
- ▶ E63004: coll. R. P. S. Jefferies y M. Lewis; loc. 3, abril de 1984.

Descripción: *Pembrocystis gallica* gen. nov. sp. nov. es la única especie conocida del género *Pembrocystis* gen. nov. Se trata de un Ctenocystoideo de aspecto muy grácil, con un esqueleto muy liviano y unas articulaciones poco robustas, especialmente en el área anterior del cuerpo. La forma del cuerpo es aproximadamente trapezoidal con la máxima anchura situada a la altura del ctenidio; la anchura mínima se sitúa en el extremo posterior del cuerpo y se corresponde aproximadamente a dos tercios de la anchura frontal. El cuerpo de *Pembrocystis gallica* gen. nov. sp. nov. es moderadamente alto, situándose la altura máxima en el cuerpo de la placa SOC, la superficie corporal superior descende suave y uniformemente desde este punto hasta los márgenes laterales y posteriores de la teca que tienen una altura aproximada de dos tercios de la altura máxima de la teca. Este declive le da a *Pembrocystis gallica* gen. nov. sp. nov. su característico aspecto triangular que se observa en norma frontal y al que contribuye también la disposición de los osículos más externos del ctenidio.

En el área frontal se encuentra un ctenidio muy ancho y con amplios espacios entre las placas ctenidiales. El ctenidio se encuentra dividido en dos campos que en vista frontal son subelípticos y que vistos lateralmente presentan una inclinación moderada. En *Pembrocystis gallica* gen. nov. sp. nov. la placa SOC es muy grande, con una anchura (transv.) próxima a un tercio de la anchura máxima de la teca. La placa SOC es muy alta, su altura total es mayor que la altura de los marcos marginales. El rostro es relativamente corto y muy ancho en la base, con los flancos casi planos y formando un ángulo de unos 35°. La base del rostro tiene una anchura aproximada de un tercio de la anchura total de la placa y su longitud es similar a la longitud del cuerpo de la placa. La cara superior de esta placa es muy convexa, especialmente en sentido transversal y tiene su máxima curvatura a la altura del rostro. El cuerpo de la placa SOC es muy ancho y corto, unas cinco veces más ancho (transv.) que largo (long.). La cara inferior de esta placa, la que forma el techo de la boca, es aplanada y subhorizontal y se proyecta anteriormente hacia la lámina inferior. La cara posterior del cuerpo de la placa SOC es aplanada y vertical. La lámina inferior tiene forma de espátula y es subvertical, con el ápice inferior



situado ligeramente por delante de su base; en norma lateral es muy delgada (unos 30-40 μm); en norma frontal se observa una base más estrecha que el ápice (200 μm y 300 μm respectivamente); este último se sitúa entre los dientes anteriores de las placas ICI e ICD.

A ambos lados de la placa SOC se encuentran las placas SOI y SOD. Estas placas tienen contorno cuadrangular tres veces más ancho (trans.) que largo (long.); en el extremo interior se articulan directamente con los laterales de la placa SOD mediante facetas aplanadas; el extremo lateral externo es redondeado. En vista frontal estas placas tienen sección de cuña, ancha en su contacto con la placa SOC, adelgazándose hacia el extremo externo. Estas placas forman el techo de la boca. Sobre el borde anterior de las placas SOI y SOD y el borde anterior de la placa SOC se articulan todas las placas ctenidiales a excepción de la más externa (la que tiene forma de maza).

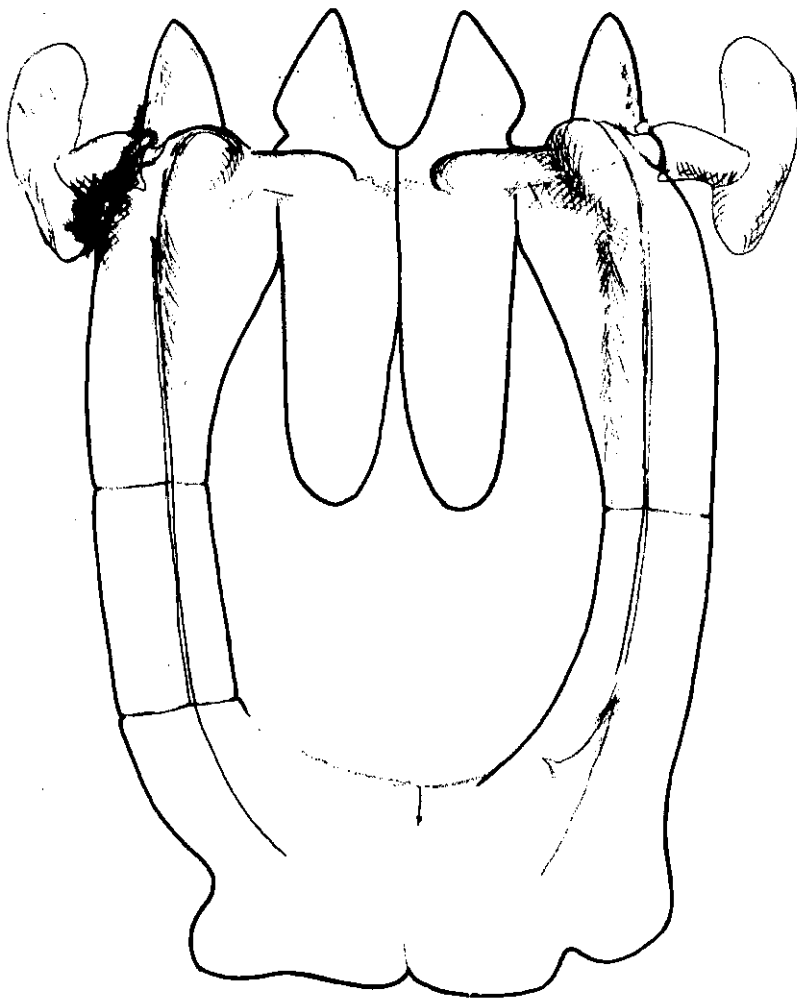
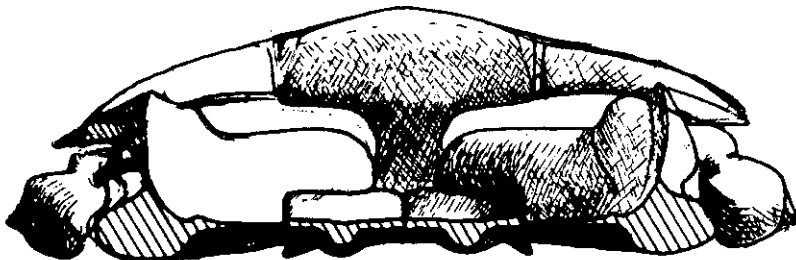
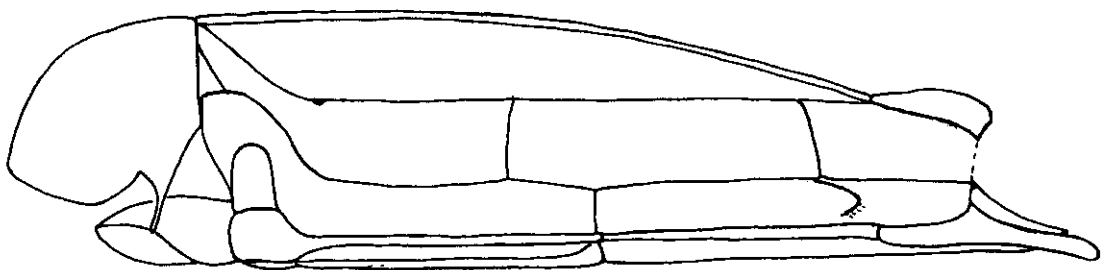
El marco inferior de placas marginales presenta un rodete bien definido que alcanza las porciones posteriores del marco. Tiene un contorno general trapezoidal, más ancho en el extremo anterior que en el posterior que es donde se encuentra la anchura mínima de la teca. El *rastrellum* forma parte del marco inferior donde ocupa algo menos de la mitad de la longitud total (excluyendo los dientes anteriores. Esta estructura está formada por cuatro osículos bien desarrollados. Las placas centrales del *rastrellum* son similares entre sí, tienen una anchura de unos 0,4 mm y una longitud de unos 1,7 mm. Estas placas tienen un cuerpo bien definido en forma de un cuadrado de 200 μm de altura y longitud; sobre este cuerpo se dispone el diente anterior y la lengüeta posterior. El diente tiene una base con sección transversal en "V" invertida abierta, con una altura de 200 μm y una anchura de 350 μm . De los dos lados de esta "V", el interno desaparece pronto de manera que el diente tiene un aspecto laminar con sección en "J" invertida. El ápice de estos dientes es agudo (unos 45°). En norma ventral se aprecia una constricción en la cara externa de la base de este diente. La lengüeta posterior es larga, con los extremos posteriores redondeados y situados casi a la altura de las articulaciones IFI-ILI e IPD-IFD. Estas lengüetas son muy delgadas (20-25 μm) y presentan un engrosamiento

cordiforme longitudinal de unos 75 μm de diámetro que recorre la lengüeta en toda su longitud. Este refuerzo está formado por estereoma fascicular bien diferente del estereoma de la zona laminar que tiene aspecto retiforme regular en la cara interna e irregular en la externa.

Las placas laterales del rastrellum (IFI e IFD) son muy similares, si bien, la placa IFD es un poco más larga que la placa IFI. El diente anterior de estas placas tiene una longitud similar a la de los dientes anteriores de las placas ICI e ICD (500 μm). Al igual que estos tienen una sección basal en "V" invertida y, en las porciones medias, una sección en "J" invertida, si bien la rama de la "J" se encuentra más verticalizada que la correspondiente de las placas ICI o ICD ya que estos dientes son más altos que los centrales (250-270 μm). En norma ventral los dientes de las placas IFI e IFD tienen unos flancos subparalelos que se curvan hacia el ápice del diente donde convergen en un ángulo agudo; no presentan constricción en la base.

El cuerpo de las placas IFI e IFD presentan un hombro indiferenciado curvo que sigue el contorno del rodete y no recibe a ninguna de las placas ctenidiales. La transición entre el diente y el cuerpo es abrupta en ambos lados, el interno y el externo. El rodete es alto (100-120 μm) y ancho (300 μm), tiene una sección subelíptica y tiene un recorrido en forma de "J" con la rama transversal y longitudinal perpendiculares la curvatura externa del cayado tiene un radio de 400 μm . El rodete delimita un área de contorno subtriangular deprimida, plana y delgada (10-20 μm); este área ocupa parte del área infracentral y representa, junto con las lengüetas posteriores de las placas ICI e ICD, la continuación anterior inflexible del tegumento infracentral. En norma inferior estas placas presentan una superficie estereomica grosera, tuberculoso-laberíntica en el rodete y lisa e imperforada en el área central.

En el extremo anterior se encuentra un proceso interno en forma de lóbulo redondeado que cubre parcialmente el cuerpo de las placas ICI e ICD; estos procesos tienen una altura de 200 μm y una longitud (transv.) de 300 μm . Los lóbulos internos de ambas placas (IFI e IFD) no establecen contacto en la línea media del cuerpo y mantienen una distancia de unos 200 μm ; este hueco



coincide, en norma frontal o posterior, con la lámina inferior de la placa SOC si

bien entre ambas estructuras hay una separación longitudinal de unos 300 μm . El borde superior de estos procesos interiores (550 μm) forma el suelo de la boca que tiene una anchura total de unos 1400 μm . El borde superior del cuerpo de las placas IFI e IFD es muy estrecho (unos 10 μm) y forma la superficie articular entre estas placas y las placas SFI y SFD. La cara lateral externa de las placas IFI e IFD es cóncava, forma la mitad inferior del canal exhalante lateral y presenta un estereoma superficial laberíntico con predominio de barras transversales inclinadas con el extremo superior anterior respecto al inferior. La cara interna de estas placas es lisa con perforaciones estereomícas menudas y regularmente distribuidas; El borde lateral es subvertical y el inferior horizontal, ambas superficies se unen mediante una superficie curva de radio pequeño (100-150 μm). En el suelo de esta cara interna e inmediatamente antes del área de inflexión se localiza una depresión longitudinal de unos 50 μm de anchura que recorre la práctica totalidad de la placa.

La placa ILI es la continuación estructural de la placa IFI hacia atrás. En esta placa la altura del rodete se atenúa hasta casi desaparecer en las porciones posteriores. Como las articulaciones anterior y posterior (IFI-ILI, ILI-IPI) son subparalelas, la placa tienen un contorno rectangular, que es dos veces más largo que ancho.

Las placas IPI e IPD forman la parte posterior del marco inferior. La articulación entre las dos placas se sitúa aproximadamente en la línea media del animal. La placa IPI es corta, con un cuerpo en forma de dovela. Esta placa presenta una expansión posterior en forma de aleta horizontal delgada (50 μm), ancha (700 μm) y tan larga como el cuerpo de esta placa (300 μm); presenta un contorno lobulado que varía entre los diferentes individuos pero predominantemente presenta dos lóbulos redondeados poco insinuados. La placa IPD es dos veces más larga que ancha, el rodete ocupa la mitad anterior de esta placa y acaba bruscamente mediante un contorno redondeado, este límite posterior del rodete coincide con la base de la aleta posterior. Al igual que la aleta de la placa IPD varía mucho de un individuo a otro. Hay

ejemplares con los lóbulos poco insinuados (E62989, E62949aIII) y otros con una incisura bien manifiesta que separa claramente dos lóbulos (E62936). En la cara dorsal de estas placas encontramos el extremo posterior de las articulaciones laterales con el marco superior. En la placa IPI esta articulación es curva, se sitúa en el borde superior de una cresta que describe un arco muy abierto, casi rectilíneo y no presenta detalles más significativos. En la placa IPD encontramos dos áreas bien diferenciadas. La región anterior, al igual que el borde superior de la placa IFD es rectilínea y con él forma la articulación lateral entre el marco superior y el inferior. Sin embargo, en la porción posterior encontramos una diferenciación importante ya que encontramos una cresta de poca extensión (100 μ m) que penetra hacia la cavidad corporal, desde la inserción de esta cresta la articulación longitudinal se atenúa en altura.

Del marco superior de placas marginales destaca, tanto por el tamaño como por la facilidad de identificación, las placas SFI y SFD que tienen un característico aspecto falciforme. Estas placas, en norma dorsal, tienen aspecto de banda de unos 300 μ m de anchura con los extremos antero-mediales aguzados. Posteriormente, y justo antes de la articulación son las placas SLD y SLI estas placas presentan un adelgazamiento brusco hasta los 250 μ m de la zona articular posterior. En norma inferior presentan una zona articular longitudinal, en el extremo anterior de la rama longitudinal presenta una fosa con un contorno en "V". Esta fosa acoge la apofisis superior de la placa IFI o IFD.

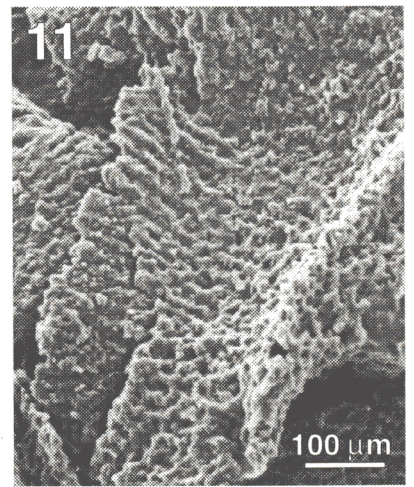
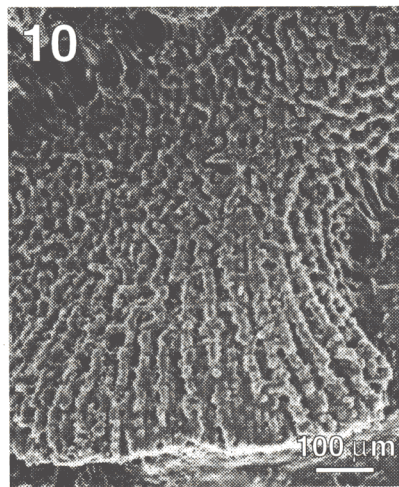
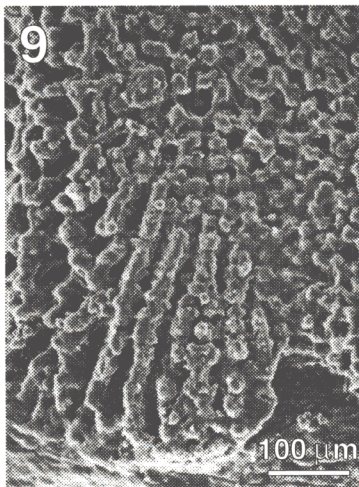
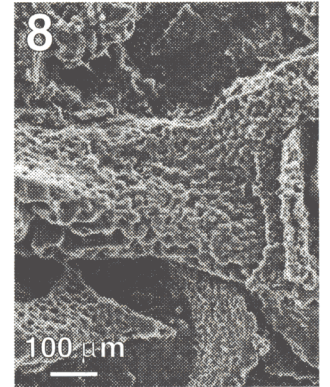
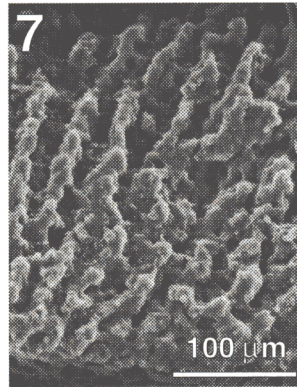
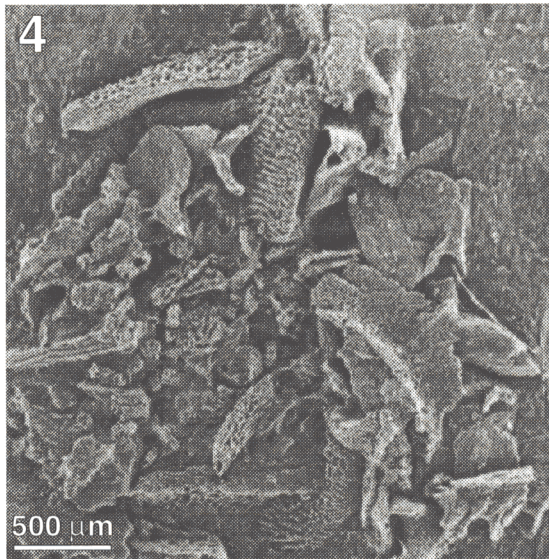
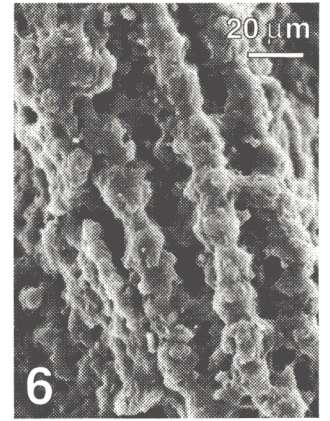
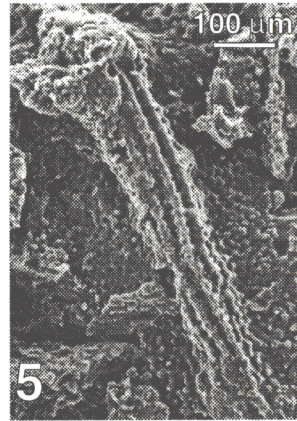
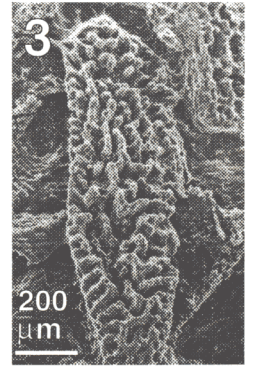
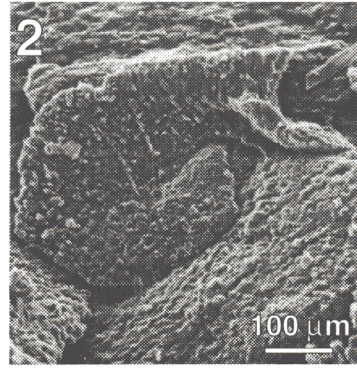
La placa SLI es muy alargada de contorno rectangular, cuatro veces más largo (900 μ m) que ancho (240 μ m). La placa SLD es de similar longitud pero más ancha (340 μ m) y el extremo posterior tiene forma de doble bisel. De las placas posteriores podemos decir poco pues no han podido ser identificadas ni positivamente ni por eliminación, su número podría ser de tres. De las placas identificadas, la placa SPI tiene un borde interno rectilíneo perpendicular a la articulación con la placa SLI, el borde externo es recto en la mitad anterior pero se curva bruscamente hacia el borde interno. El borde interno presenta una zona aplanada situada a un nivel inferior que

interpretamos como equivalente al nivel del tegumento dorsal. La transición entre ambas superficies es brusca. La placa SPD es mucho mayor que esta, tiene aspecto de "J" con una anchura de 300 μm en la rama longitudinal y de 450 μm en la transversal. Ambas placas sugieren la presencia de placas posteriores accesorias tal y como ocurre en algunos ejemplares de *Ct. utahensis*.

***Pembrocystis gallica* gen. nov. sp. nov. (I) Microscopía electrónica.**

Holotipo, E 62936

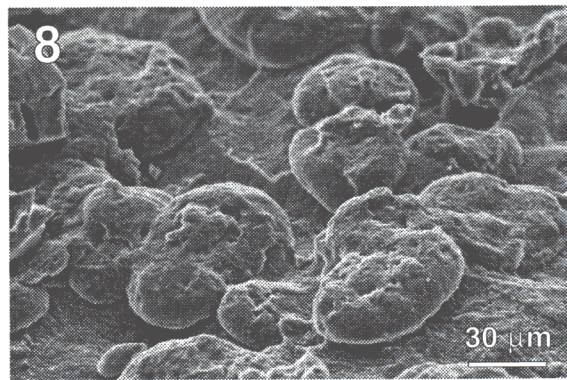
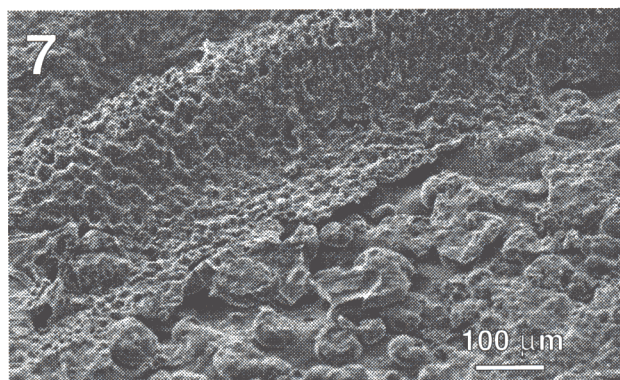
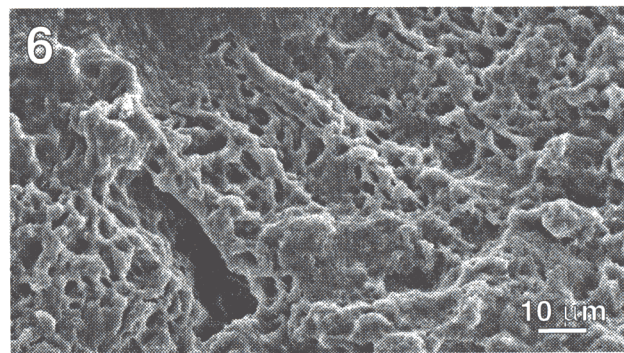
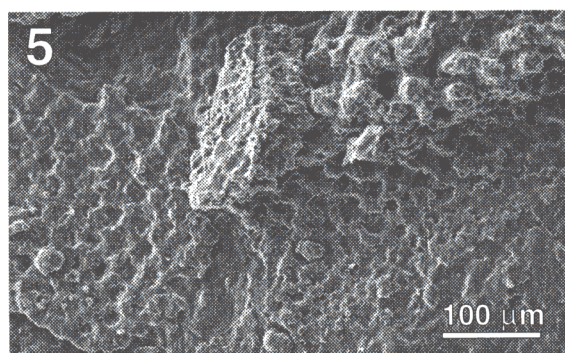
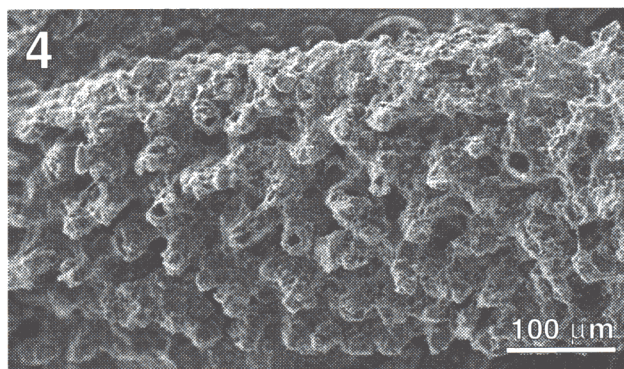
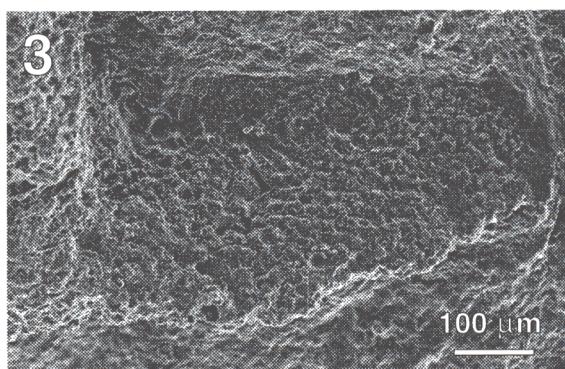
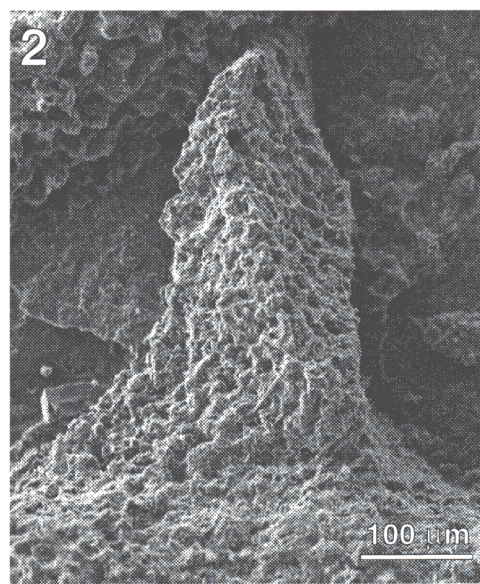
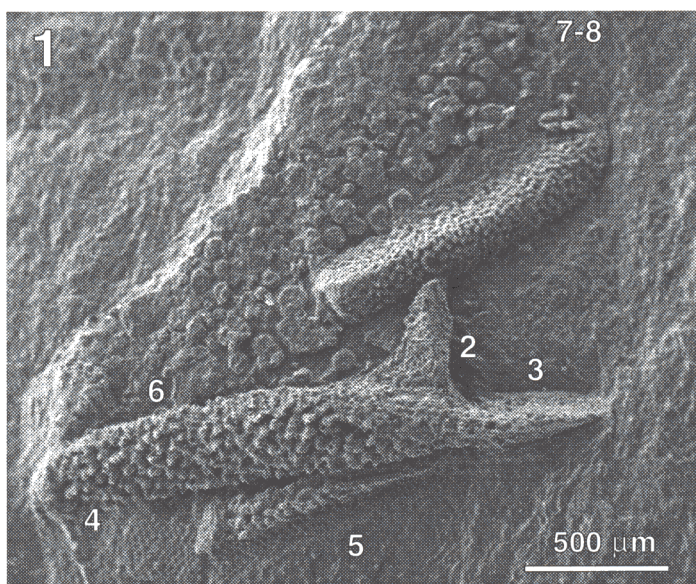
- 1.- *Pembrocystis gallica* gen. nov. sp. nov. "Cara ventral", notese que los osículos aparecen traslocados y rotados, en la mitad inferior se encuentran las placas IFI e IFD semiarticuladas. En el ángulo superior derecho se encuentra la placa ctenidial externa derecha con su característico brazo orientado hacia la izquierda. Replica en latex, SEM, recubrimiento de antimonio-oro.
- 2.- *Pembrocystis gallica* gen. nov. sp. nov. Placa ctenidial con una gran incisura condilea basal. Replica en latex, SEM, recubrimiento de antimonio-oro.
- 3.- *Pembrocystis gallica* gen. nov. sp. nov. Placa SLD. Replica en latex, SEM, recubrimiento de antimonio-oro.
- 4.- *Pembrocystis gallica* gen. nov. sp. nov. "Cara dorsal", notese que los osículos aparecen traslocados y rotados. Replica en latex, SEM, recubrimiento de antimonio-oro.
- 5.- *Pembrocystis gallica* gen. nov. sp. nov. Quilla cordiforme longitudinal situada en la cara inferior de la lengüeta posterior de la placa ICI o ICD. Replica en latex, SEM, recubrimiento de antimonio-oro.
- 6.- *Pembrocystis gallica* gen. nov. sp. nov. Detalle de la quilla cordiforme de la figura 5. Replica en latex, SEM, recubrimiento de antimonio-oro.
- 7.- *Pembrocystis gallica* gen. nov. sp. nov. Detalle del estereoma de la superficie externa de una placa marginal (situada en el centro de la figura 4). Replica en latex, SEM, recubrimiento de antimonio-oro.
- 8.- *Pembrocystis gallica* gen. nov. sp. nov. Vista lateral de la placa IFD, zona de confluencia de la rama longitudinal, la apófisis superior y el diente anterior. Replica en latex, SEM, recubrimiento de antimonio-oro.
- 9.- *Pembrocystis gallica* gen. nov. sp. nov. Aleta posterior de la placa IPD, notese el estereoma laberintico en el cuerpo de la placa (mitad superior) y el estereoma columnar en la aleta. Replica en latex, SEM, recubrimiento de antimonio-oro.
- 10.- *Pembrocystis gallica* gen. nov. sp. nov. Aleta posterior de la placa IPI, como el caso de la figura anterior la aleta presenta columnas que la soportan y dan rigidez. Replica en latex, SEM, recubrimiento de antimonio-oro.
- 11.- *Pembrocystis gallica* gen. nov. sp. nov. Detalle de la cara inferior de una placa marginal, posiblemente SP*. Replica en latex, SEM, recubrimiento de antimonio-oro.



***Pembrocystis gallica* gen. nov. sp. nov. (II) Microscopía electrónica.**

Paratipo E62951a1

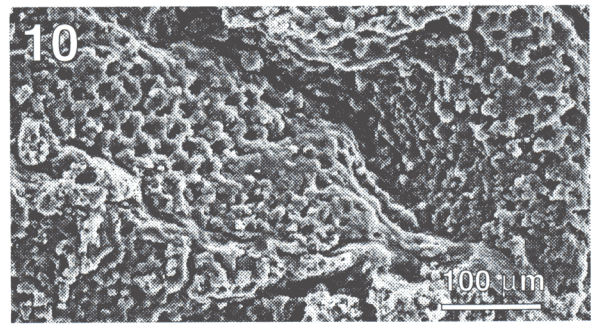
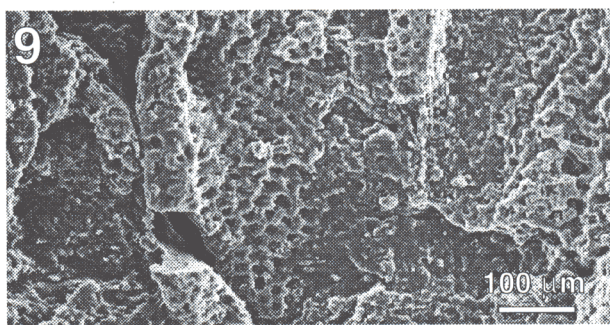
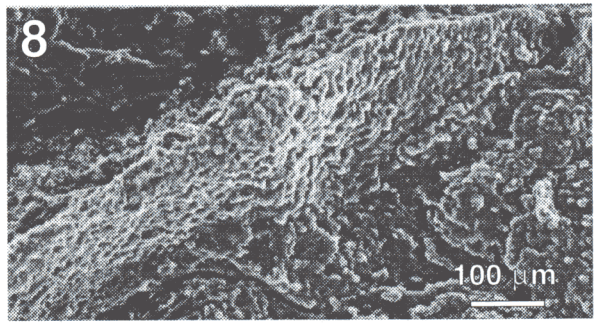
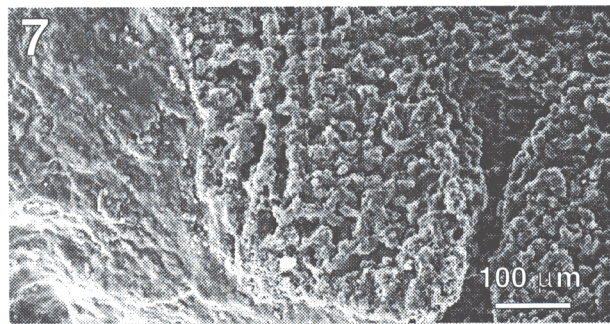
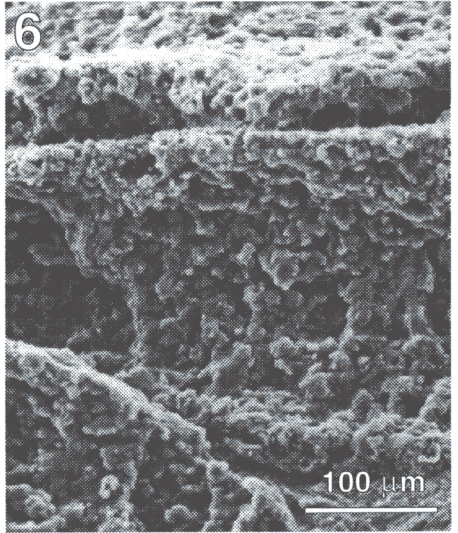
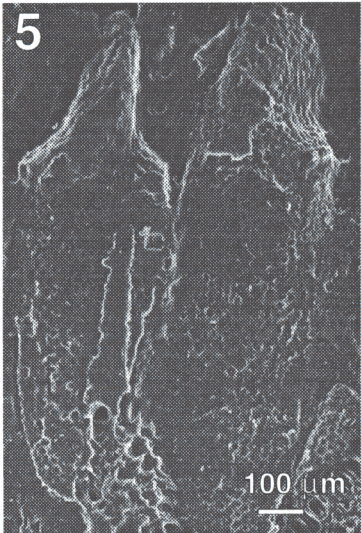
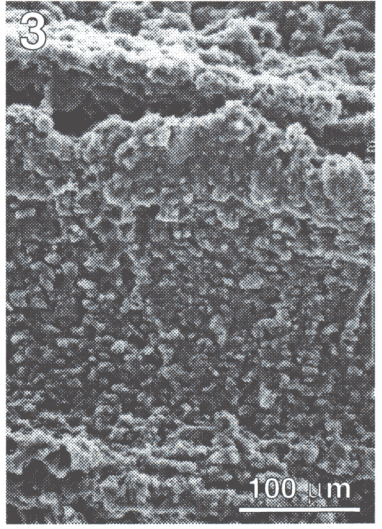
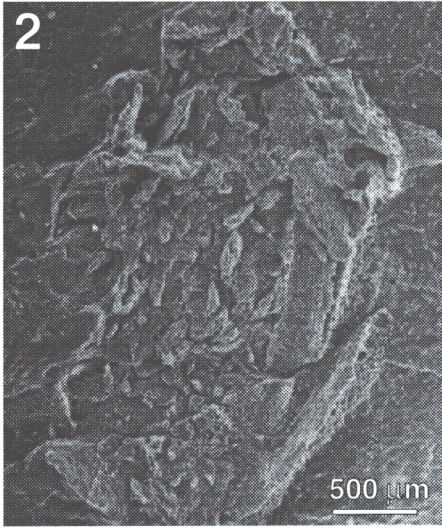
- 1.- *Pembrocystis gallica* gen. nov. sp. nov. Vista general del ejemplar, en primer término la placa IFD por encima de ella la placa IPD y por debajo probablemente la placa SPD. Los números hacen referencia a otras figuras de esta misma lámina. Réplica en latex, SEM, recubrimiento de antimonio-oro.
- 2.- *Pembrocystis gallica* gen. nov. sp. nov. Detalle de la apófisis superior de la placa IFD. El área aplanado-deprimida situada a la derecha de la imagen es la facete articular de la placa ctenidial externa. Réplica en latex, SEM, recubrimiento de antimonio-oro.
- 3.- *Pembrocystis gallica* gen. nov. sp. nov. detalle de la cara superior del diente anterior de la placa IFD, la apófisis superior se encuentra en el ángulo superior izquierdo de la imagen. Réplica en latex, SEM, recubrimiento de antimonio-oro.
- 4.- *Pembrocystis gallica* gen. nov. sp. nov. Detalle del estereoma de la superficie lateral externa de la rama longitudinal de la placa IFI que presenta tubérculos romos distribuidos irregularmente. Réplica en latex, SEM, recubrimiento de antimonio-oro.
- 5.- *Pembrocystis gallica* gen. nov. sp. nov. Detalle de la superficie estereomica de la placa SFD. Hay que destacar la diferente textura del estereoma superficial, tuberculado e irregular en la cara superior (ángulo superior derecho de la imagen) y liso y regular en la superficie del canal lateral (porción decha inferior de la imagen). Réplica en latex, SEM, recubrimiento de antimonio-oro.
- 6.- *Pembrocystis gallica* gen. nov. sp. nov. Detalle del estereoma del borde superior del diente anterior de la placa IFD. Notese el tamaño pequeñísimo de las trabéculas y poros, evidenciando la alta resolución de la matriz rocosa. Réplica en latex, SEM, recubrimiento de antimonio-oro.
- 7.- *Pembrocystis gallica* gen. nov. sp. nov. Cara inferior de la placa IPD y del tegumento ventral. en el ángulo superior izquierdo de la imagen se encuentra el rodete. hay que destacar la delgadez de la placa en su unión con el tegumento ventral. Réplica en latex, SEM, recubrimiento de antimonio-oro.
- 8.- *Pembrocystis gallica* gen. nov. sp. nov. Detalle del tegumento ventral. Los osículos infracentrales son redondeados, con aspecto de guijarros. Estos osículos muestran tan sólo su mitad inferior y evidencian una constricción a media altura. Réplica en latex, SEM, recubrimiento de antimonio-oro.



***Pembrocystis gallica* gen. nov. sp. nov. (III) Microscopía electrónica.**

Paratipos E 62994, E 62947

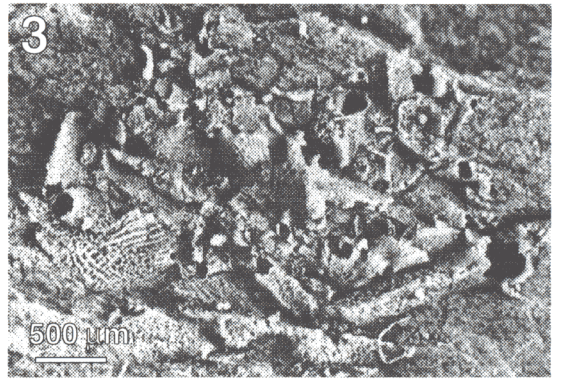
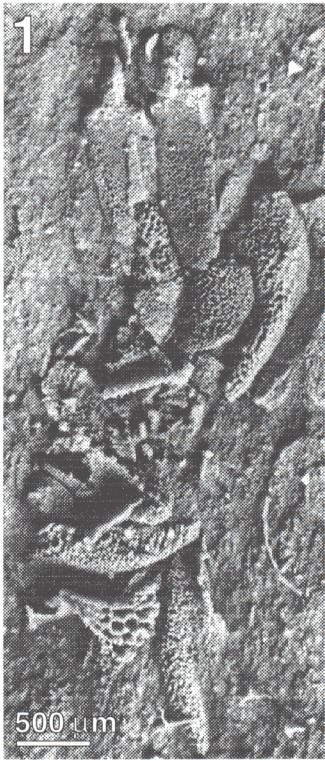
- 1.- *Pembrocystis gallica* gen. nov. sp. nov. Especimen E 62994, cara ventral. Se trata de un ejemplar casi articulado. Réplica en latex, SEM, recubrimiento de oro.
- 2.- *Pembrocystis gallica* gen. nov. sp. nov. Especimen E 62994, cara dorsal del mar inferior. Se trata de un ejemplar casi articulado. Réplica en latex, SEM, recubrimiento de oro.
- 3.- *Pembrocystis gallica* gen. nov. sp. nov. Especimen E 62994, cara dorsal placa IFD. Detalle de la superficie articular de la con la placa SLI visto desde la cavidad corporal. Destaca el surco que debió estar ocupado por fibras conectivas y elastómeros. Réplica en latex, SEM, recubrimiento de oro.
- 4.- *Pembrocystis gallica* gen. nov. sp. nov. Especimen E 62947b, cara ventral de los ocículos ICI e ICD. Destaca el borde muy delgado de los dientes anteriores y la quilla ventral medial cuyo estereoma pasa de laberintico cerca del cuerpo de estas placas a cordiforme hacia términos posteriores. Réplica en latex, SEM, recubrimiento de oro.
- 5.- *Pembrocystis gallica* gen. nov. sp. nov. Especimen E 62947a, cara dorsal de los ocículos ICI e ICD. Destaca la superficie interna lisa con estereoma fino regular y el cuerpo de estas placas que es una barra transversal poco elevada. Réplica en latex, SEM, recubrimiento de oro.
- 6.- *Pembrocystis gallica* gen. nov. sp. nov. Especimen E 62994, cara dorsal de la placa IFD. Detalle de la superficie articular de la con la placa SLI visto externamente. Réplica en latex, SEM, recubrimiento de oro.
- 7.- *Pembrocystis gallica* gen. nov. sp. nov. Especimen E 62994, cara ventral. Aleta posterior de la placa IPD. Réplica en latex, SEM, recubrimiento de oro.
- 8.- *Pembrocystis gallica* gen. nov. sp. nov. Cara interna de la placa IPD, en el centro de la imagen se aprecia la cresta en la que se insertaba la pared que dividía la cavidad corporal en dos cámaras; la anterior ocuparía el ángulo inferior izquierdo de la imagen. Réplica en latex, SEM, recubrimiento de oro.
- 9.- *Pembrocystis gallica* gen. nov. sp. nov. Detalle del estereoma superficial de la cavidad corporal, que es regular y liso. Especimen E 62994, cara ventral. Réplica en latex, SEM, recubrimiento de oro.
- 10.- *Pembrocystis gallica* gen. nov. sp. nov. Detalle del estereoma superficial de la cavidad corporal, que es regular y liso. Especimen E 62994, cara ventral. Réplica en latex, SEM, recubrimiento de oro.



***Pembrocystis gallica* gen. nov. sp. nov. (IV) Microscopía óptica.**

Paratipos E 62947, E 62993a, E 62995, E 62996, E 63003a2

- 1.- *Pembrocystis gallica* gen. nov. sp. nov. Especimen E 62947a. Este especimen se encuentra muy desarticulado, sus osículos han sufrido grandes desplazamientos y rotaciones, en estos movimientos las trayectorias se han cruzado, sin embargo los osículos ICI e ICD, de los que se ve la cara superior, permanecen juntos (extremo superior de la fotografía), por debajo a la derecha se ve la cara inferior de la placa IPI En el ángulo inferior izquierdo aparece el rostro de la placa SOC con un estereona superficial dorsal con grandes poros. Réplica en latex, blanqueada con óxido de magnesio.
- 2.- *Pembrocystis gallica* gen. nov. sp. nov. Especimen E 62947b. contraparte de la figura 1. Los osículos ICI e ICD aparecen figurados en detalle en la lamina 8, figuras 4 y 5. Réplica en latex, blanqueada con óxido de magnesio.
- 3.- *Pembrocystis gallica* gen. nov. sp. nov. Especimen E 62995b. Este ejemplar se encuentra igualmente muy desarticulado Réplica en latex, blanqueada con óxido de magnesio.
- 4.- *Pembrocystis gallica* gen. nov. sp. nov. Especimen E 62995a. Réplica en latex, blanqueada con óxido de magnesio.
- 5.- *Pembrocystis gallica* gen. nov. sp. nov. Especimen E 62996a. Especimen también muy desarticulado, en el borde superior de la imagen se encuentra la placa IFI vista desde su cara dorsal Réplica en latex, blanqueada con óxido de magnesio.
- 6.- *Pembrocystis gallica* gen. nov. sp. nov. Especimen E 62996b Réplica en latex, blanqueada con óxido de magnesio.
- 7.- *Pembrocystis gallica* gen. nov. sp. nov. Especimen E 63003a2. Réplica en latex, blanqueada con óxido de magnesio.
- 8.- *Pembrocystis gallica* gen. nov. sp. nov. Especimen E 62993a. La placa IFD aparece en el margen derecho de la imagen y la placa IFI en el ángulo superior izquierdo, en ambas se ve la cara inferior destacando el estereoma grosero del rodete marginal. Por debajo de la placa IFI aparece la placa ctenidial externa con su característico brazo. Réplica en latex, blanqueada con óxido de magnesio.
- 9.- *Pembrocystis gallica* gen. nov. sp. nov. Especimen E 62993b. La placa IFD aparece a la izquierda de la imagen, sobre su apófisis superior se articulan varias placas ctenidiales. La placa SOC aparece en el centro de la imagen. Réplica en latex, blanqueada con óxido de magnesio.



Familia CTENOCYSTIDAE Sprinkle y Robison, 1978

(Parascion de primer orden *Etoctenocystis bohémica*)

Diagnosis: Una Familia de Ctenocystoidea caracterizada por tener la cara inferior del cuerpo de la placa SOC aplanado. La máxima anchura corporal se localiza en las porciones medias del sistema marginal. Las placas ctenidiales externas tienen una estructura similar a las demás pero son mucho más robustas; la lamela presenta una fuerte torsión hacia la boca y tienen el borde exterior grueso y ornamentado. La superficie esquelética externa es poco porosa (estereoma < estroma). El extremo posterior del cuerpo es redondeado o con procesos espiniformes, nunca laminares (enmendada).

Género tipo: *Ctenocystis* Robison y Sprinkle, 1969.

Géneros incluidos: *Etoctenocystis* Fatka y Kordule, 1985 (Cámbrico Medio de Bohemia, 1 especie); *Gilcidia* nov. gen (Cámbrico Medio de Francia, Dinamarca y Tasmania, 3 especies) y *Ctenocystis* Robinson y Sprinkle, 1969 (Cámbrico Medio del Oeste de los EE. UU., 2 especies).

Distribución: Cámbrico Medio de Australia, Europa y Norteamérica.

Descripción: Ctenocystoidea con un cuerpo de contorno oval, con flancos subparalelos. La placa SOC tiene un cuerpo grueso, con una cara inferior plana o redondeada, sin la característica proyección inferior de los Pembrocytidae. Las series de placas del ctenidio presentan un alabeo o torsión progresiva hacia el exterior. La placa ctenidial externa es similar a las demás, si bien es más robusta y presenta la máxima torsión. En el marco inferior de placas marginales, la placa ILI es grande y su articulación con la placa IPI es subparalela al eje principal del animal.

	Géneros de Ctenocystidae		
	<i>Etectenocystis</i>	<i>Ctenocystis</i>	<i>Gilcidia</i>
Aspecto general del marco marginal inferior	robusto, redondeado en sentido dorso-ventral	moderadamente robusto, moderadamente redondeado en sentido dorso-ventral	poco robusto, moderadamente redondeado en sentido dorso-ventral
Borde posterior del marco inferior	redondeado	con procesos espiniformes	redondeado
Superficie estereomica externa	fuertemente ornamentada	lisa o con ornamentación moderada	lisa o con ornamentación moderada
Lengüetas posteriores de las placas ICI e ICD	largas, delgadas, con el extremo posterior muy agudo	ausentes o residuales (sin penetrar en el tegumento infracentral)	largas, anchas, con el borde posterior redondeado
Dientes de las placas IFI e IFD	cortos y anchos	moderadamente largos, moderadamente estrechos	Largos y delgados o moderadamente estrechos
Procesos de las placas IFI e IFD sobre las de las placas ICI e ICD	largos y delgados, establecen contacto en la línea media del animal formando un puente interno sobre las de las placas ICI e ICD	muy cortos, apenas insinuados	bien desarrollados, no forman un puente interno sobre las de las placas ICI e ICD
Borde posterior de la placa SOC	con bordes rectos y ángulos bien definidos	con bordes rectos y ángulos bien definidos	de bordes redondeados, sin ángulos definidos
Rostro de la placa SOC	muy estrecho, borde anterior muy agudo	estrecho o moderadamente ancho, el borde anterior redondeado o algo agudo	moderadamente ancho, borde anterior moderadamente redondeado

Géneros de <u>Ctenocystidae</u> (continuación)			
	<i>Etectenocystis</i>	<i>Ctenocystis</i>	<i>Gilcidia</i>
Grupo de placas SOD-SOC-SOI	casi tan ancho como el cuerpo	notablemente más estrecho que el cuerpo	notablemente más estrecho que el cuerpo
Area posterior del marco superior	con osículos multiples	con osiculos multiples o simples	con osículos multiples
Distribución de las placas del tegumento infracentral	irregular o intercaladas	al tresbolillo o ligeramente irregular	ortogonal
Distribución de las placas del tegumento supracentral	irregular	irregular o al trebolillo	ortogonal o en filas
Forma de los osículos infracentrales	oval o acicular	ahusada u oval	de oval a subrectangular
Espacios existentes entre las placas del tegumento infracentral	moderados	de moderados a grandes	de muy pequeños a pequeños
Superficie externa de los osículos infracentrales	plano-convexa	plano-concava	plana o plano-convexa

Género *Etoctenocystis* Fatka y Kordule, 1985

(Paraplesion de primer orden *Etoctenocystis bohémica*)

Diagnosis: por tratarse de un género monoespecífico la diagnosis del género coincide con la dada para la especie.

Especies tipo: *Etoctenocystis bohémica* Fatka y Kordule, 1985, la única descrita para este género.

Descripción: al tratarse de un género monotípico la descripción de este género es coextensiva con la dada para *Etoctenocystis bohémica* Fatka y Kordule, 1985, la cual se ofrece a continuación.

Notas nomenclaturales: Fatka y Kordule, 1985, en la diagnosis del género *Etoctenocystis* remiten a la diagnosis de la especie ("*because Etoctenocystis is monotypic, the diagnosis of the genus is the same as that given for the type species*" [sic], sin embargo tampoco ofrecen una diagnosis de la especie. No obstante en el epígrafe "*Discussion*" ofrecen cuatro caracteres que diferencian *Etoctenocystis* y *Ctenocystis*. Estos caracteres son:

- 1.- placas marginales más masivas.
- 2.- dientes del *rastrellum* (*spines of the anteriormost marginals* [sic]) mas cortos y redondeados
- 3.- ausencia de espinas en las placas IPI e IPD (*posteriormost marginals* [sic])
- 4.- diferencias de tamaño y contorno de las placas ICI e ICD (*suboral plates* [sic]).

A estos cuatro caracteres enumerados añaden un quinto: la organización de las placas del tegumento infracentral.

Adicionalmente, estos autores hacen alusión a otro caracter en el epígrafe "*Preservation*", en la fig. 2.B ("*position of the intercalated plates in Etoctenocystis*" [sic]) y en la lam. 1 fig 3 ("*...note large intercalated plates, OF 004*" [sic]); este caracter no hemos podido observarlo en el material estudiado

y entendemos que “las placas intercalares” son un artefacto de conservación, preparación y/o observación similar a otros artefactos que hemos encontrado en algunos ejemplares de *Ctenocystis utahensis*. Este artefacto se ha producido cuando no se ha replicado el cuerpo de las placas marginales dorsales pero si las porciones inferiores de estas placas.

Etectenocystis bohémica Fatka y Kordule, 1985

(Paraplesion de primer orden *Etectenocystis bohémica*)

1887: *Acanthocystites briareus* Barrande 1887: Barrande, *Système Silurien du centre de la Bohême. Vol. VII. Classe des échinodermes, ordre des Cystidées*. Praga-Leipzig. Lám. 2. fig. 31-32. [pro *Etectenocystis bohémica* Fatka y Kordule, 1985]

1984: “Other specimens, assigned by Barrande (1887; pl.2, figs 31 and 32”) to *Acanthocystites* should be transferred to the Class Ctenocystoidea Robison - Sprinkle, 1969” : Fatka y Kordule, 1984, “*Acanthocystites* Barrande, 1887 (Eocrinoidea) from the Jince Formation (Middle Cambrian) of the Barrandian area”. *Věstník Ústředního Ústavu Geologického*, 59, 5, p.299.

* 1985: *Etectenocystis bohémica* Fatka y Kordule, 1985: Fatka y Kordule, 1985, *Etectenocystis bohémica* gen. et sp. nov., new Ctenocystoid from Czechoslovakia (Echinodermata, Middle Cambrian). *Věstník Ústředního Ústavu Geologického*, 60, 4, 225-230.

1995: *Etectenocystis bohémica* Fatka y Kordule, 1985; Dzik y Orłowski, Primitive ctenocystoid echinoderm from the earliest middle cambrian of Poland. *Annales de Paléontologie (Vert.-Invert.)*, 81 (1): p. 29.

Diagnosis: Marco inferior de aspecto robusto y redondeado. Contorno del borde posterior del marco inferior uniformemente redondeado, sin espinas ni procesos tuberosos. Parte posterior del marco superior formado por osículos múltiples de tamaño pequeño. Lengüetas posteriores de las placas ICI e ICD largas, delgadas y muy agudas. Dientes de las placas IFI e IFD cortos y anchos. Rostro de la placa SOC delgado y muy agudo. Las placas IFI e IFD establecen contacto en la línea media del animal por encima de las placas ICI e ICD.

Holotipo: Ejemplar OF 002, depositado en las Colecciones del Geological Survey (Rep. Checa), Praga.

Ejemplares conocidos (serie tipo): Fatka y Kordule, 1985 figuran OF 003, OF 004, OF 005 y OF 006; este ultimo con, al menos, diez ejemplares. Estos autores citan la existencia de otros 300 ejemplares (Fatka y Kordule, 1985) sin describirlos ni citar su número de catalogo o lugar de depósito.

Ejemplares estudiados: Colección Daniel Vizcaino, VCB88a y b, una muestra con una veintena de ejemplares. Formación Jince, Jince-Vinice.

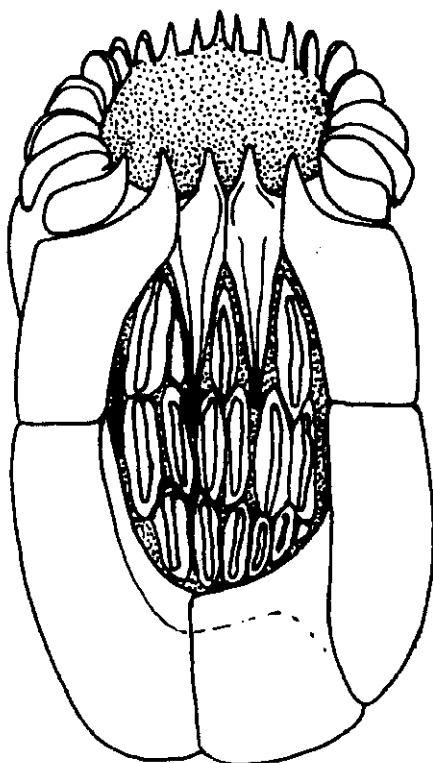
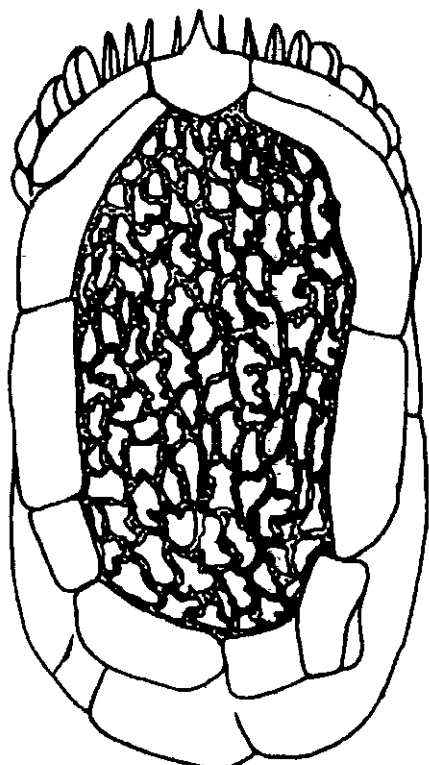
Distribución estratigráfica: Zona *Paradoxides gracilis* (Boeck, 1827); Formación Jince, parte media del Cámbrico Medio. En asociación con *Paradoxides gracilis* (Boeck, 1827); *Peronopsis integra* (Beyrich, 1845); "*Lapillocystites fragilis*" Barrande 1887 y *Cigara dusli* Barrande, 1887 (Fatka y Kordule, 1985).

Localidad tipo: Colina Vinice cerca de Jince, Bohemia.

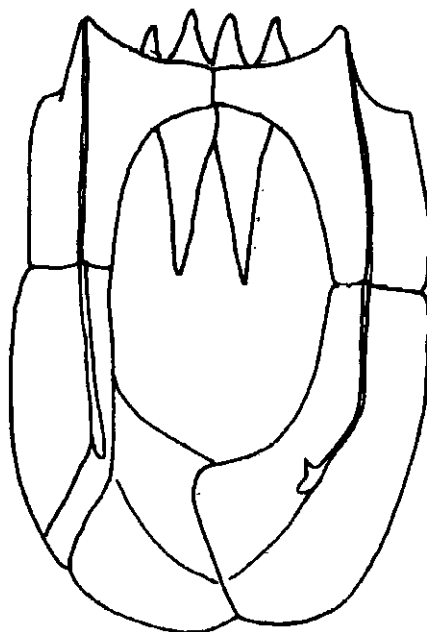
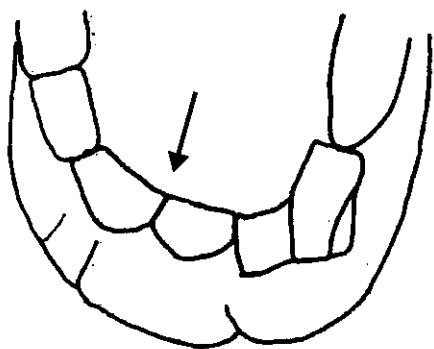
Descripción: *Etectenocystis bohémica* Fatka y Kordule, 1985 es un Ctenocystidae típico de talla pequeña a mediana. El marco inferior tiene un aspecto robusto y redondeado, con el borde posterior uniformemente redondeado, sin espinas ni procesos tuberosos. El marco superior presenta un borde posterior formado por osículos multiples de pequeño tamaño por lo que es difícilmente observable en los ejemplares fósiles.

Las placas del rastrellum son relativamente cortas. Las placas ICI e ICD son de tamaño pequeño con unas lengüetas posteriores largas, delgadas y muy agudas; el ápice posterior se sitúa a la altura de las articulaciones IFD-IPD e IFI-ILI. La lengüeta muestra una microestructura con uno o dos cordones o crestas longitudinales de estereoma cordiforme. El diente anterior de estas placas es de tamaño reducido, agudo.

Las placas IFI e IFD tienen un cuerpo robusto, dos veces más largo que ancho, con un hombro curvado, casi transversal. El diente anterior es corto, el doble de ancho que el diente de las placas ICI e ICD, tan ancho como largo,



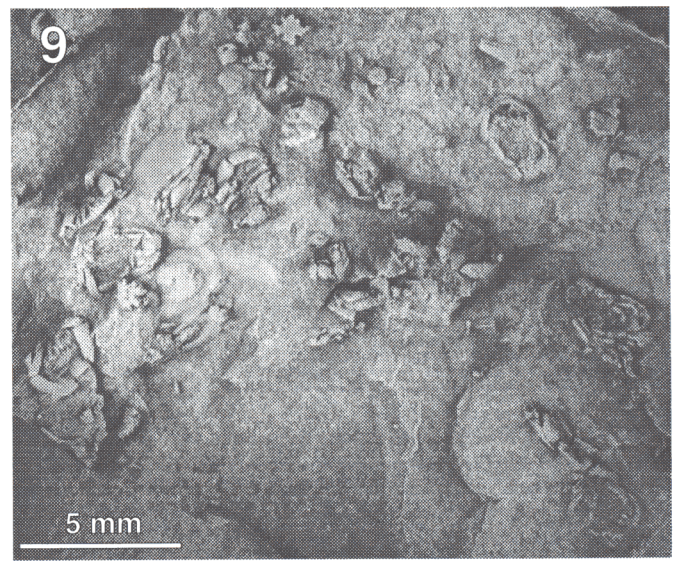
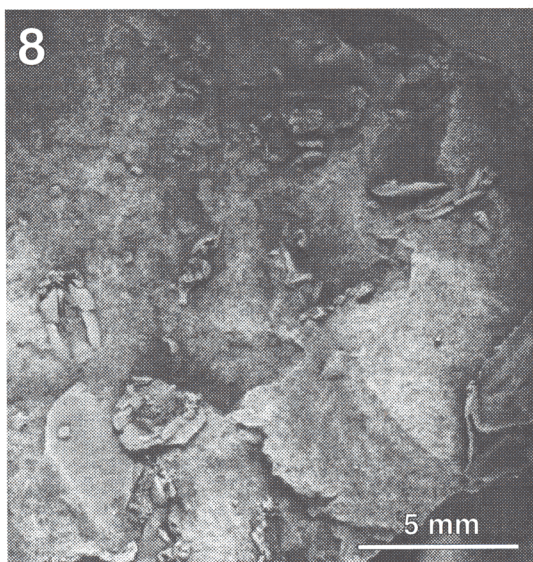
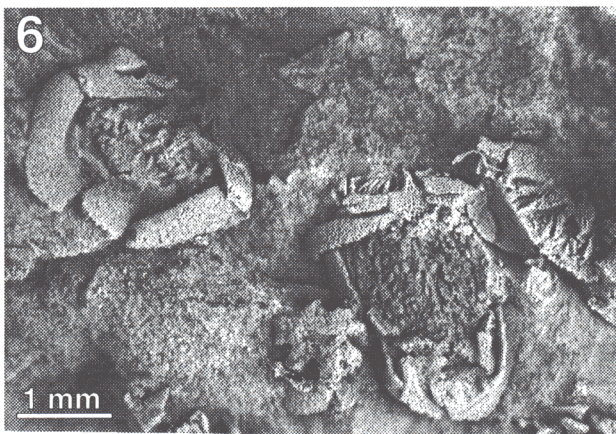
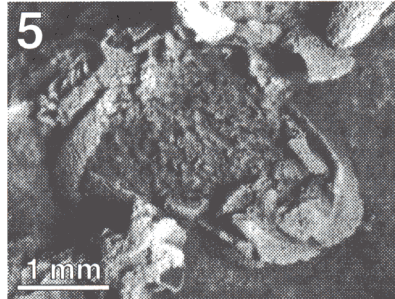
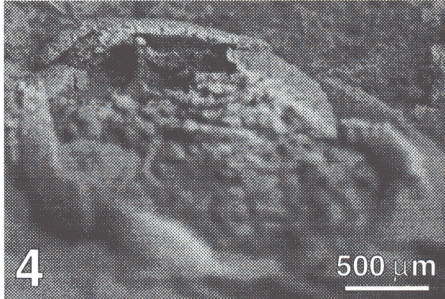
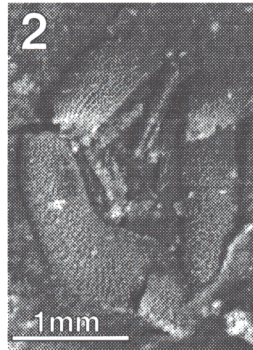
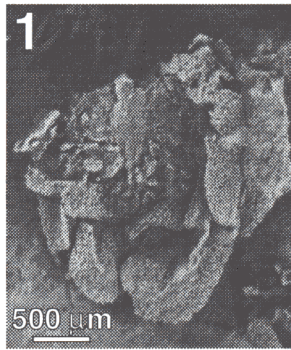
1 mm



***Etectenocystis bohémica* Fatka y Kordule, 1985. (I) Microscopía óptica.**

Muestras VCB88a y VCB88b

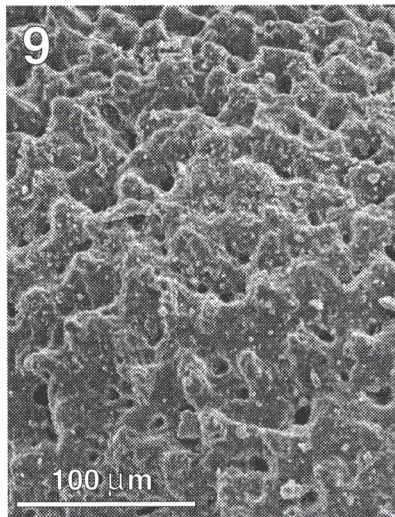
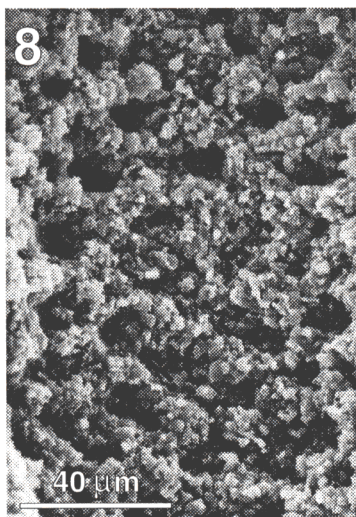
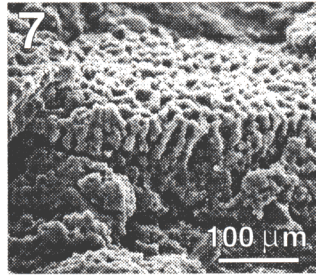
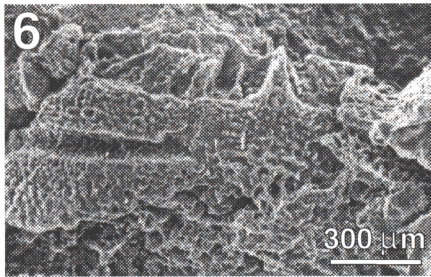
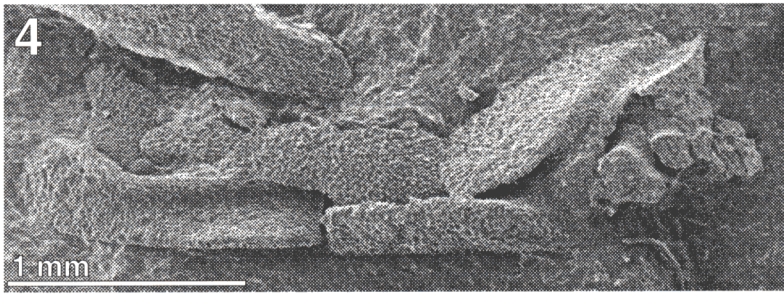
- 1.- *Etectenocystis bohémica* Fatka y Kordule, 1985. Par estereoscópico. Cara dorsal de un individuo. El marco superior a colapsado sobre el inferior que aparece casi intacto. En el centro de la imagen aparecen los osículos posteriores del marco superior (SPD y SPI). En el borde superior de la imagen se ve la superficie dorsal de las placas medias del rastrellum (ICI e ICD) que es lisa y uniforme. Réplica en latex, blanqueada con óxido de magnesio.
- 2.- *Etectenocystis bohémica* Fatka y Kordule, 1985. Cara ventral de un especimen parcialmente desarticulado. En la figura aparecen todos los osículos del marco inferior. Destaca la superficie estereomica con microtubérculos. Réplica en latex, blanqueada con óxido de magnesio.
- 3.- *Etectenocystis bohémica* Fatka y Kordule, 1985. Dos ejemplares . El inferior visto desde el dorso con el marco superior parcialmente desmantelado. El superior visto desde su lateral derecho, el canal lateral aparece colapsado por la flexión de la articulación IFD-SFD. Réplica en latex, blanqueada con óxido de magnesio.
- 4.- *Etectenocystis bohémica* Fatka y Kordule, 1985. Vista dorsal oblicua de un ejemplar (VCB88b) en el que de aprecia la apófisis dorsal de la placa IFD. Réplica en latex, blanqueada con óxido de magnesio.
- 5.- *Etectenocystis bohémica* Fatka y Kordule, 1985. vista dorsal oblicua de un ejemplar en el que de ve la inserción del septo interno en la cara interna de la placa IPD, algunas placas posteriores del marco superior aparecen dispersas en la cavidad corporal. Réplica en latex, blanqueada con óxido de magnesio.
- 6.- *Etectenocystis bohémica* Fatka y Kordule, 1985. tres especímenes, el del centro aparece en la figura 5. Los otros dos especímenes muestran su cara ventral. Obsérvese la forma de las placas ICI e ICD. En el espécimen de la izquierda destaca la redondez de su borde posterior. Réplica en latex, blanqueada con óxido de magnesio.
- 7.- *Etectenocystis bohémica* Fatka y Kordule, 1985. Varios especímenes, el de la derecha aparece mostrando su lateral derecho. Réplica en latex, blanqueada con óxido de magnesio.
- 8.- *Etectenocystis bohémica* Fatka y Kordule, 1985. Vista general de la muestra VCB88b. Réplica en latex, blanqueada con óxido de magnesio.
- 9.- *Etectenocystis bohémica* Fatka y Kordule, 1985. Vista general de la muestra VCB88a, que es la contraparte de la muestra VCB88b. Junto a los Ctenocystoideos aparecen osículos aislados de estromatocystítidos. Réplica en latex, blanqueada con óxido de magnesio.



***Etectenocystis bohémica* Fatka y Kordule, 1985. (II) Microscopía electrónica.**

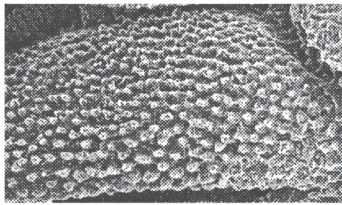
Muestras VCB88a y VCB88b

- 1.- *Etectenocystis bohémica* Fatka y Kordule, 1985. Cara dorsal de un ejemplar casi completo (VCB88b, ver lámina 10 figura 4), la cara ventral aparece en la figura 2. El tegumento dorsal aparece muy completo, pero en el extremo anterior ha desaparecido permitiendo ver el puente que forman las apófisis laterales de las placas IFI e IFD sobre los cuerpos de las placas ICI e ICD. Destaca también la placa IPD que aparece en detalle en la figura 7 de la lámina 12. Réplica en latex, SEM, recubrimiento de oro.
- 2.- *Etectenocystis bohémica* Fatka y Kordule, 1985. Cara ventral de un ejemplar casi completo (VCB88a), la cara dorsal aparece en la figura 2. El marco inferior presenta unos bordes muy redondeados. Las placas del tegumento ventral presentan unas estructuras cordiformes mediales características. Obsérvese el pequeño tamaño de las placas ICI e ICD. Réplica en latex, SEM, recubrimiento de oro.
- 3.- *Etectenocystis bohémica* Fatka y Kordule, 1985. Cara ventral de un espécimen, a la izquierda de la imagen se ve la cara inferior de la placa SFD. Las placas tegumentarias ventrales y las placas ICI e ICD presentan estructuras cordiformes longitudinales. Réplica en latex, SEM, recubrimiento de oro.
- 4.- *Etectenocystis bohémica* Fatka y Kordule, 1985. Vista lateral derecha de un espécimen en el que destaca la flexión ventral del ctenidio en la articulación SFD-SOD. El canal lateral aparece parcialmente ocluido por el colapso de las placas SFD y SLD. Réplica en latex, SEM, recubrimiento de antimonio-oro.
- 5.- *Etectenocystis bohémica* Fatka y Kordule, 1985. Cara dorsal de un espécimen, en la figura 10 aparece un detalle de la placa IPD. Réplica en latex, SEM, recubrimiento de antimonio-oro.
- 6.- *Etectenocystis bohémica* Fatka y Kordule, 1985. Aparato ctenidial del espécimen de la lámina 10, figuras 5 y 6. Réplica en latex, SEM, recubrimiento de antimonio-oro.
- 7.- *Etectenocystis bohémica* Fatka y Kordule, 1985. Detalle de la cara posterior de la placa SOC del espécimen de las figuras 1 y 2. Obsérvese la estructura columnar del estereoma. Réplica en latex, SEM, recubrimiento de antimonio-oro.
- 8.- *Etectenocystis bohémica* Fatka y Kordule, 1985. Estereoma regular y liso en la pared de la cavidad corporal. Réplica en latex, SEM, recubrimiento de antimonio-oro.
- 9.- *Etectenocystis bohémica* Fatka y Kordule, 1985. Estereoma superficial externo de la cara dorsal de la placa SLD. Réplica en latex, SEM, recubrimiento de antimonio-oro.
- 10.- *Etectenocystis bohémica* Fatka y Kordule, 1985. Detalle de la cara superior de la placa IPD del espécimen de la figura 5, en el centro de la imagen se aprecia tenuemente la cresta de inserción del septo transversal interior junto a la cresta de inserción del tegumento perisifonal. Réplica en latex, SEM, recubrimiento de antimonio-oro.

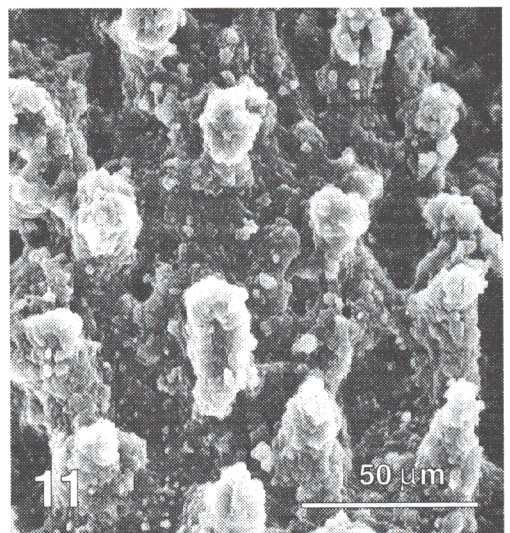
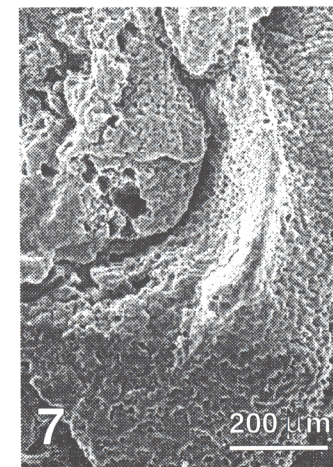
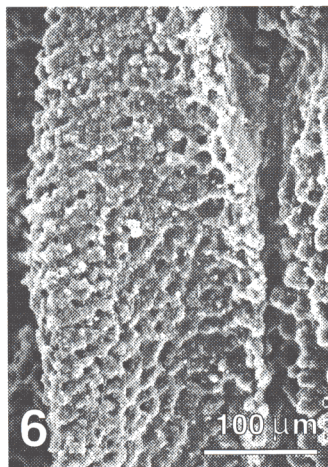
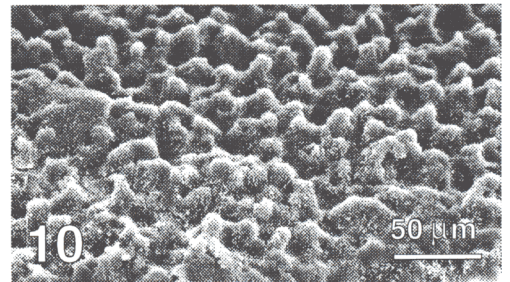
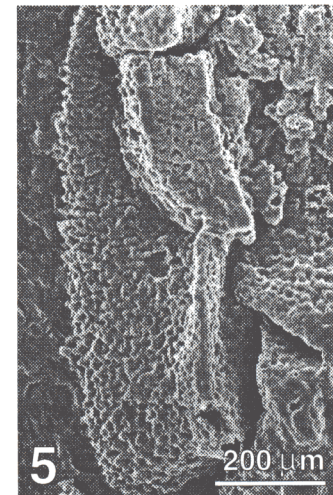
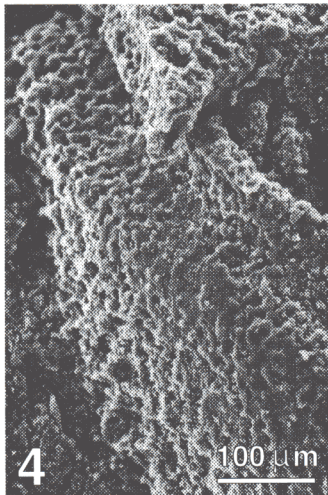
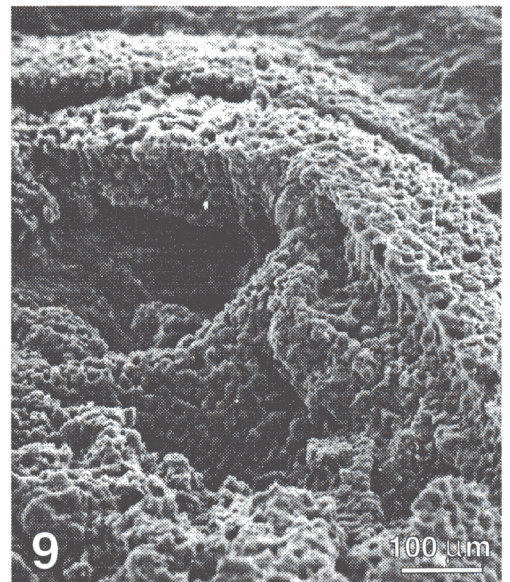
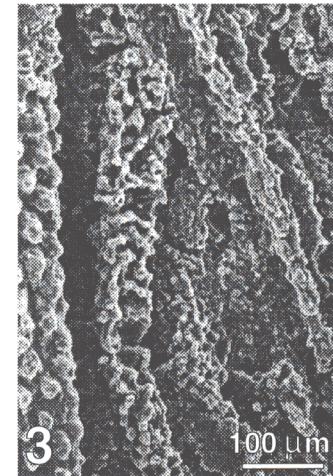
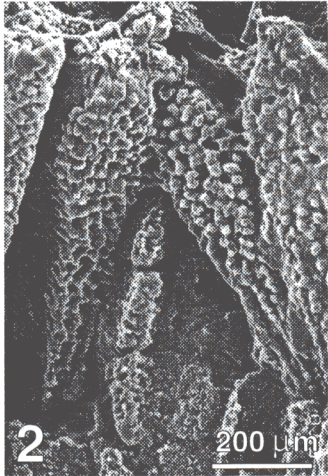
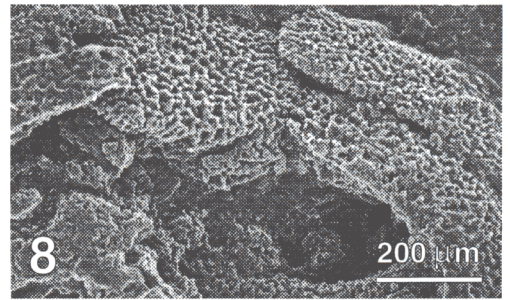
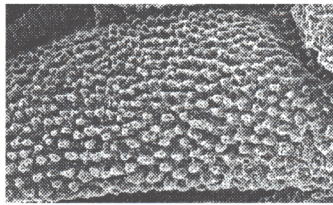


Etoctenocystis bohémica* Fatka y Kordule, 1985. (III) Microscopía electrónica.*Muestras VCB88a y VCB88b**

- 1.- *Etoctenocystis bohémica* Fatka y Kordule, 1985. Par estereoscópico del extereoma superficial de la cara inferior de la placa IFD del espécimen de la lámina 11, figura 3. En él se ven los tubérculos superficiales columnares de ápice redondeado. Réplica en latex, SEM, recubrimiento de antimonio-oro.
- 2.- *Etoctenocystis bohémica* Fatka y Kordule, 1985. Detalle de las placas ICI e ICD del espécimen de la lámina 11, figura 2. Entre las lengüetas posteriores de estas placas se sitúa una placa tegumentaria con una estructura cordiforme longitudinal. Réplica en latex, SEM, recubrimiento de antimonio-oro.
- 3.- *Etoctenocystis bohémica* Fatka y Kordule, 1985. Placa tegumentaria con una estructura cordiforme longitudinal junto a la placa IFD de la figura 1. Réplica en latex, SEM, recubrimiento de antimonio-oro.
- 4.- *Etoctenocystis bohémica* Fatka y Kordule, 1985. Especimen de la lámina 11, figura 4, detalle de la articulación SFD-SOD, La placa SOD se encuentra situada en el borde superior de la imagen. Observe la delgadez del área articular de la placa SFD. Réplica en latex, SEM, recubrimiento de antimonio-oro.
- 5.- *Etoctenocystis bohémica* Fatka y Kordule, 1985. Detalle del espécimen de la lámina 11, figura 1. Placa SPI situada sobre la placa IPI. En el ángulo superior derecho aparecen oosículos del tegumento dorsal, observe su contorno irregular. La placa IPI muestra su cresta articular dorsal sobre la que se articulaba, en su posición original, el osículo SPI. Réplica en latex, SEM, recubrimiento de antimonio-oro.
- 6.- *Etoctenocystis bohémica* Fatka y Kordule, 1985. Placa SFD del espécimen de la lámina 11, figura 3. Detalle de la faceta articular SFD-IFD. Observe el alineamiento oblicuo del estereoma. Réplica en latex, SEM, recubrimiento de antimonio-oro.
- 7.- *Etoctenocystis bohémica* Fatka y Kordule, 1985. Detalle de la cara superior de la placa IPD del espécimen de la lámina 11, figura 1, en el centro de la imagen se ve la cresta de inserción del septo transversal interior junto a la cresta de inserción del tegumento perisifonal. Réplica en latex, SEM, recubrimiento de antimonio-oro.
- 8.- *Etoctenocystis bohémica* Fatka y Kordule, 1985. Detalle del espécimen de la lámina 11, figura 1. Réplica en latex, SEM, recubrimiento de antimonio-oro.
- 9.- *Etoctenocystis bohémica* Fatka y Kordule, 1985. Detalle del área antero-derecha del espécimen de la lámina 11, figura 1. En el centro aparecen las apófisis superior y lateral de la placa IFD. Observe el grosor del área articular de la placa SFD con el tegumento dorsal. Réplica en latex, SEM, recubrimiento de antimonio-oro.
- 10.- *Etoctenocystis bohémica* Fatka y Kordule, 1985. Detalle del estereoma superficial dorsal. El microgranulado blanco es cloruro amónico ya que este mismo molde fue usado con anterioridad en microscopía óptica. Réplica en latex, SEM, recubrimiento de antimonio-oro.
- 11.- *Etoctenocystis bohémica* Fatka y Kordule, 1985. Detalle del estereoma superficial dorsal. Réplica en latex, SEM, recubrimiento de antimonio-oro.



1 — 100 μm



con los flancos oblicuos y el ápice casi romo. Las placas IFI e IFD tienen una sección con un borde inferior muy convexo, uniformemente redondeado que sufre una abrupta inflexión en el borde interno, situándose el tegumento infracentral sensiblemente por encima del rodete. Estas placas presentan interiormente unos procesos internos que, extendiéndose por encima del cuerpo de las placas ICI e ICD, establecen contacto en la línea media del animal formando una estructura rígida. La microestructura externa de estas placas muestra un esteroema laberíntico con unos tubérculos romos y algo elevados situados en la confluencia de las trabéculas; esta microestructura la encontramos a lo largo de toda la superficie externa inferior del rodete marginal. La rama ascendente de estas placas es alta y aguda, con un borde oral con una inclinación cercana a los 45°.

La placa IPD es larga, mayor que la mitad de la longitud total del animal; presenta la característica forma de "J", con una rama transversal corta en sentido transversal y muy larga en sentido longitudinal (un cuarto de la long. total del animal) que se superpone a la placa IPI en casi un cuarto de su anchura transversal. Esta placa tiene un contorno redondeado sin espinas ni tubérculos. Esta placa presenta una depresión interna ancha, de borde abrupto que se sitúa al nivel del tegumento infracentral, siendo una continuidad estructural del mismo. En la cara dorsal de esta placa se sitúa la cresta articular dorsal de trazado segmentado con dos inflexiones bien marcadas que delimitan tres segmentos: longitudinal, oblicuo y transversal. Cerca del punto de inflexión anterior, a unos 100 µm se observa en la cara interna (la ofrecida hacia la cavidad corporal) una cresta roma. La rama transversal es muy corta y de borde redondeado, dejando una gran abertura para la pirámide anal-sifón; por detrás de esta rama la placa se proyecta posteriormente a manera de aleta de gran espesor (dors.-ventr.).

La placa IPI tiene un aspecto rectangular, más largo (long.) que ancho (trans.); sus articulaciones laterales son transversalmente oblicuas, situándose por debajo de la placa IPD y por encima de la placa ILI. El área anterior se sitúa a nivel del tegumento infracentral, por detrás forma un abultamiento

redondeado, suavemente convexo que se sitúa a la altura (dors.-ventr.) del rodete. La placa ILI es alargada, con el extremo posterior ahusado, de aspecto casi simétrico.

El rodete marginal es uniforme, de sección convexa y suavemente redondeada, su recorrido ocupa la casi totalidad del marco marginal, con un extremo evidente en el borde posterior de la placa ILI y el otro atenuado a lo largo de la placa IPD.

Las placas del ctenidio son estrechas (trans.), externamente presentan un aspecto acicular, muy agudo. La lamela tiene un desarrollo normal, con un contorno algo oblongo. La placa SOC tiene forma poligonal, con una longitud equivalente a dos tercios de su anchura (transv.) y con un espesor (dors.-ventr.) similar a su longitud. El rostro de esta placa es relativamente corto, delgado y muy agudo. La superficie muestra un estereoma laberíntico con tuberculos en las uniones trabeculares, en norma posterior se observa el aspecto columnar de este estereoma. Las placas SOD y SOI son muy anchas (trasv.) y cortas (long.), al menos tres veces más anchas que largas y con los bordes laterales externos e internos redondeados. Los ápices antero-mediales de las placas SOD y SOI se sitúan en los laterales de la placa SOC, muy cerca de su ángulo posterior.

El marco superior presenta osículos de tamaño medio a pequeño, especialmente en el extremo posterior donde presenta osículos múltiples desdoblados. Las placas SFD y SFI son similares en tamaño y forma. Ambas son uniformemente arqueadas y moderadamente estrechas y largas. La placa SFD presenta en su borde interno una amplia escotadura (hidroporo-gonoporo?) Las placas SLI y SLD son de longitud similar, aunque la SLD puede ser algo mayor. La placa SLD es algo más ancha que la SLI y su extremo posterior es algo ahusado. Las placas posteriores del marco marginal son múltiples. La placa SPD puede ser única si bien presenta dos áreas bien diferenciadas: la rama lateral y la rama posterior transversal. En vista dorsal ambas son de tamaño similar. La rama lateral tiene el mismo espesor (dors.-ventr.) que las placas SLD-SLI, se eleva sobre el tegumento supracentral y

presenta una depresión en el ángulo marginal postero-derecho. La rama transversal es delgada (dors.-ventr.) y su cara superior se sitúa a la misma altura que el tegumento supracentral. La placa SPI es múltiple y delgada (dors.-ventr.) y su cara superior sitúa a la misma altura que el tegumento supracentral. El número de placas que la integran ha sido difícil de determinar pues debido a su delgadez y tamaño ha sido difícil de identificar en los diferentes especímenes estudiados. Finalmente, llegamos a la conclusión que su número es de 2 ó 3.

El tegumento supracentral se encuentra formado por placas de contorno subelíptico irregular y, como es característico en Ctenocystidae, tienen aspecto de polea. No se observa un patrón regular de distribución y algunas placas parecen estar fusionadas entre sí dejando pequeños poros suturales. El tegumento infracentral está integrado por osículos irregulares y alargados, el estereoma externo forma una serie de cordones en forma de aguja similares a los existentes en las lengüetas posteriores de las placas ICI e ICD. Entre las lengüetas posteriores y las placas IFI e IFD se intercalan placas infracentrales; estas placas redondean su contorno hacia términos posteriores.

Género *Gilcidia* gen. nov.

(Paraplesion de primer orden *Gilcidia*)

Diagnosis: Un género de Ctenocystoidae caracterizado por poseer una placa SOC con los bordes laterales y posterior redondeados. Borde posterior del marco marginal redondeado, sin espinas. Los osículos del tegumento infracentral presentan una distribución regular ortogonal con espacios moderados entre ellos. Las placas del tegumento dorsal presentan una distribución regular en filas. (nov.).

Derivación del Nombre: género dedicado a la Dra. M. Dolores Gil Cid.

Especie tipo: *Ctenocystis smithi* Ubaghs, 1987

Especies comprendidas: *Gilcidia jagoi* (Jell, Burret y Banks, 1985) comb. nov. procedente de la parte media del Cámbrico Medio de Tasmania; *Gilcidia smithi* (Ubaghs, 1987) comb. nov. procedente de la parte media del Cámbrico Medio del Sur de Francia; *Gilcidia viviannae* nov. sp. procedente del Cámbrico medio de Bornholm, Dinamarca.

Descripción: Ctenocystidae de complexión media a robusta y con un amplio rango de tamaños, comprendiendo formas de tamaño pequeño como *Gilcidia smithi* (Ubaghs, 1987) (comb. nov.) a muy grande como *Gilcidia jagoi* (Jell, Burret y Banks, 1985) (comb. nov.).

La cara ventral de *Gilcidia* gen. nov. es robusta, con osículos marginales relativamente anchos y un rodete poco pronunciado por lo que el plano de reposo del animal y el plano del área infracentral son muy próximos. En esta cara destacan las lengüetas posteriores de las placas ICI e ICD que ocupan la mitad anterior del área central que, junto con las delgadas proyecciones laminares de las placas IFI e IFD, restringen las placas del tegumento infracentral a las porciones posteriores de este área. El borde posterior del marco de placas marginales es redondeado y no presenta expansiones ni aletas.

En la cara dorsal, la estructura de las placas anteriores es característica y distintiva respecto a otros Dizonida. La placa SOC tiene un rostro de tamaño medio y un cuerpo de tamaño medio a pequeño. Los bordes anteriores del cuerpo de la placa SOC son oblicuos y describen, mediante un arco amplio, una transición suave y gradual hacia el rostro. El extremo posterior del cuerpo de la placa SOC tiene un contorno bien redondeado carente de los ángulos postero-laterales característicos de otros géneros. Las placas SOD y SOI son relativamente pequeñas y de contornos elípticos o redondeados. El conjunto de placas frontales SOD, SOC y SOI tiene una anchura máxima menor que dos tercios de la anchura total del animal. Los extremos anteriores de las placas dorsales frontales SFI y SFD se sitúan en una posición muy retrasada con respecto a la placa SOC. Las placas del tegumento supradorsal tienen una disposición regular. El borde marginal posterior es redondeado y carece de expansiones.

Notas taxonómicas y nomenclaturales: Jell, Burret y Banks, 1985 publicaron la descripción de una nueva especie de Ctenocystoidea (*Ctenocystis jagoi* Jell, Burret y Banks, 1985). Casualmente ese mismo año y de forma independiente Fatka y Kordule describieron otra especie que atribuyeron a un género nuevo (*Etoctenocystis bohémica* Fatka y Kordule, 1985). En ese momento la única especie descrita y la única con la que ambos equipos podían comparar sus respectivos especímenes era *Ctenocystis utahensis* Robison y Sprinkle, 1969.

En JELL, BURRET y BANKS (1985) no se ofrece una reconstrucción del animal aunque sí lo figuraron; por otro lado la descripción de *Ct. jagoi* Jell, Burret y Banks, 1985 la realizaron en aquellos caracteres que diferían de *Ct. utahensis* Robison y Sprinkle, 1969 (*"Only those features that vary from or add to the detailed descriptions of C. utahensis offered by Robison & Sprinkle (1969) and Sprinkle & Robison (1978) are mentioned here; where the comparison is implied is with C. utahensis"* [sic], JELL, BURRET y BANKS, 1985, p. 197). En el mismo sentido encontramos en Ubaghs, 1987 la descripción de *Ct. smithi* Ubaghs, 1987 donde, a lo largo de la descripción, básicamente se compara esta especie con *Ct. utahensis* Robison y Sprinkle, 1969 pero

tampoco se reconstruye el animal.

En este estudio hemos encontrado suficientes similitudes entre *Gilcidia jagoi* y *G. smithi*, así como diferencias con el grupo formado por *Ct. utahensis* Robison y Sprinkle, 1969 y *Ct. colodon* Ubaghs y Robison, 1988 que justifican la separación de ambos grupos de especies en dos géneros diferentes. Al ser *Ctenocystis utahensis* Robison y Sprinkle, 1969, la especie tipo del género *Ctenocystis* Robison y Sprinkle, 1969 por monotipia (I.C.Z.N., 1985, Art. 68d) el nuevo género aquí propuesto recogerá a *Ct. jagoi* Jell, Burret y Banks, 1985 y a *Ct. smithi* Ubaghs, 1987 quedando esta última designada como especie tipo de *Gilcidia* gen. nov. (I.C.Z.N., 1985, Art. 68b). Adicionalmente, se designa *Gilcidia viviannae* sp. nov. para describir placas aisladas de ejemplares desarticulados.

	Género <i>Gilcidia</i>		
	<i>G. jagoi</i>	<i>G. smithi</i>	<i>G. viviannae</i>
Tamaño de los osículos del tegumento supracentral	muy grandes	medianos a pequeños	?
Disposición de los osículos del tegumento supracentral	ortogonal o en filas casi regulares	regular ortogonal	?
Disposición de los osículos del tegumento supracentral	regular al tresbolillo	regular ortogonal	?
Anchura dorsal de las placas SFI y SFD	muy anchas	media	?
Extremos anteriores de las placas SFI y SFD	redondeados	agudos	?
Ápice de las lengüetas posteriores de las placas ICI e ICD	triangular de punta roma	uniformemente redondeados, de contorno circular	uniformemente redondeados, de contorno circular
Bordes laterales de las lengüetas posteriores de las placas ICI e ICD	irregulares	subparalelos	subparalelos
Presencia de placas infracentrales entre las placas ICI e ICD	entre las lengüetas se sitúan placas infracentrales	entre las lengüetas no se sitúan placas infracentrales	entre las lengüetas no se sitúan placas infracentrales
Diente anterior de las placas ICI e ICD	subparalelo al eje de la placa, sin una constricción en la base	subparalelo al eje de la placa, sin una constricción en la base	oblicuo respecto al eje de la placa, con una constricción en la base

Género <i>Gilcidia</i> (continuación)			
	<i>G. jagoi</i>	<i>G. smithi</i>	<i>G. viviannae</i>
Número de placas ctenidiales (por batería)	9	7	?
Borde externo de las placas ctenidiales	plano-convexo	plano-convexo	?
Lábio superior del cóndilo articular de placas ctenidiales	Muy poco desarrollado, contorno redondeado y excentrico	Poco desarrollado, contorno redondeado, subcircular	?

ABRIR CONTINUACIÓN CAP. 7





ABRIR CAPÍTULO 7

Gilcidia smithi (Ubaghs, 1987) (comb. nov.)

* 1987: *Ctenocystis smithi* Ubaghs, 1987; p. 6-8, Fig. 2: A, B y C, lám. I: 1, 2 y 3.

1995: *Ctenocystis smithi* Ubaghs, 1987; Dzik y Orłowski, p. 29

Diagnosis: Una especie de *Gilcidia* gen. nov. caracterizada por la disposición regular ortogonal de los osículos de los tegumentos centrales superior e inferior. Los extremos anteriores de las placas SFI y SFD son agúdos. Las placas ICI e ICD tienen las lengüetas posteriores el ápice redondeado y entre ellas que no se sitúan osículos infracentrales (Enmendada).

Derivación del nombre: El prof. G. Ubaghs dedicó esta especie al Dr. A. B. Smith, del Natural History Museum de Londres, recolector de los ejemplares de esta especie depositados en dicho museo.

Localidad tipo: Ferrals-les-Montagnes, Montaña Negra, sur de Francia; punto 25 de UBAGHS, 1987 (pág. 3, fig. 1; D. Vizcaino com. personal). Situado en la orilla derecha del arroyo de La Tanque. Ésta es también la localidad tipo de *Ceratocystis vizcainoi* UBAGHS, 1987.

Estrato tipo: parte superior del Cámbrico medio en Schistes de Ferrals-les-Montagnes, Nivel F (Ubaghs, 1987; D. Vizcaino com. personal).

Otras localidades y niveles: Nivel E, punto 6 de COURTESOLE 1973, pág. 22 (Ubaghs, 1987; D. Vizcaino com. personal, W.P. Friedrich com. pers.)

Distribución: Parte superior del Cámbrico Medio de la Montaña Negra, Sur de Francia.

Holotipo: V238 a, b Colección Daniel Vizcaíno, Carcassonne, procedente del nivel F punto 25. (UBAGHS 1987, pl.I, fig.1, fig texto 2A), Museum Nationale d'Histoire Naturelle de París.

Paratipos: E63227 (Figurado en UBAGHS, 1987, lám. 1 fig. 3 ; nivel E, punto 6), E63228, E63229, E63230a y b, E63231 (Natural History Museum, Londres) y V279 (Colección Daniel Vizcaíno, Carcassonne, Museum Nationale d'Histoire

Natureille de París.).

Material estudiado: Se han estudiado la totalidad de los ejemplares atribuidos a esta especie y que son los que forman la serie tipo. Holotipo: V238 a, b Colección Daniel Vizcaíno, Carcassonne, procedente del nivel F punto 25. Adicionalmente en Ubaghs, 1987 figura como material estudiado otros especímenes dislocados e incompletos, estos son: E63227 (Figurado en UBAGHS 1987, lám. 1 fig. 3), E63228, E63229, E63230a y b, E63231 (Colección British Museum (Natural History), Londres) y V279 (Colección Daniel Vizcaíno, Carcassonne).

El ejemplar E63227 presenta junto a él restos dislocados y muy desarticulados de otros dos ejemplares. Por otra parte, los ejemplares E63228, E63230a y b dados en Ubaghs, 1987 como material adicional de *Ctenocystis smithi*, no corresponden a esta especie sino que se trata de restos colapsados de un carpoideo Cornuta aún no descrito que posee un tamaño muy pequeño. Por otra parte, el ejemplar E 63229 no reúne caracteres diagnosticos suficientes como para poder identificarlo como Ctenocystoideo ni como Cornuta aunque sin lugar a dudas se trata de un fósil de un carpoideo. Por lo cual el número total de ejemplares conocidos en la actualidad continúa siendo cinco.

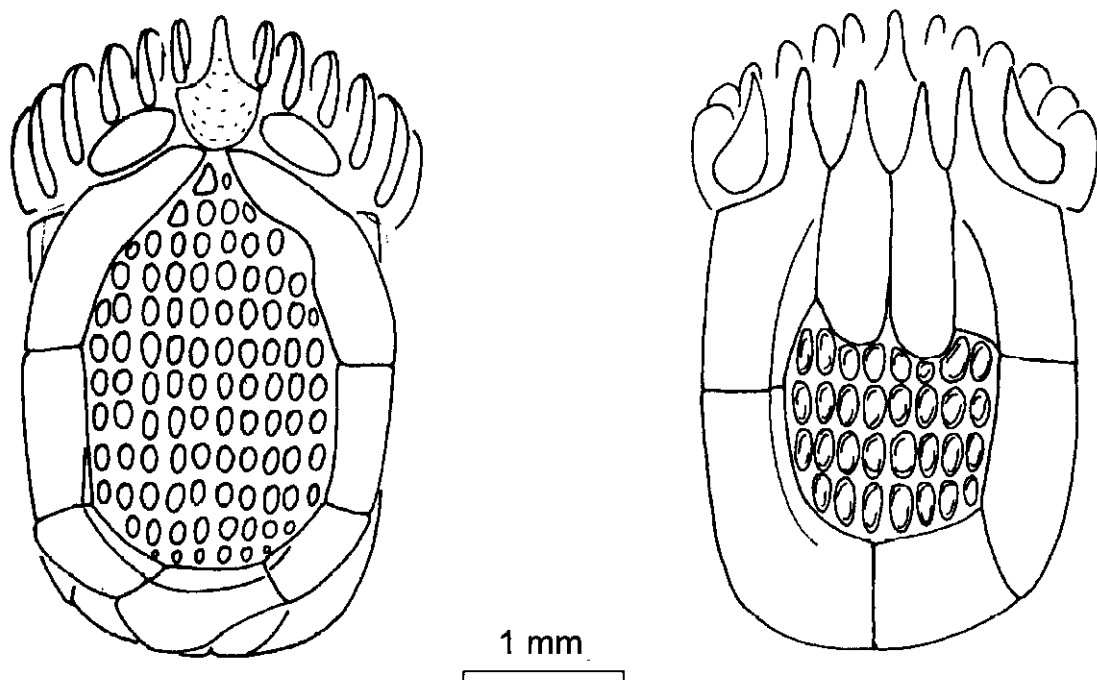
Adicionalmente, D. Vizcaino (com. pers.) nos indicó la posibilidad de que W.-P. Friedrich tuviera algún ejemplar recogido durante una colecta que llevaron a cabo juntos con motivo de los trabajos de Tesis Doctoral de W.-P. Friedrich. Al comentar a W.-P. Friedrich la comunicación de D. Vizcaino acerca del material recogido por él, nos envió el mencionado ejemplar a la vez que expresaba sus dudas acerca de la identificación de ese ejemplar como Ctenocystoideo. Tras estudiar la muestra remitida por W.-P. Friedrich, corroboramos su opinión pues se trata de restos de un cincta de tamaño minúsculo.

Descripción: *Gilcidia smithi* (Ubaghs, 1987) es un Ctenocystidae típico de talla pequeña y complexión media. Presenta dos marcos marginales bien

estructurados que definen unos surcos laterales de profundidad media.

En la cara ventral del cuerpo destaca el *rastrellum* que forma una estructura robusta y rígida sin placas infracentrales intercaladas. Las placas ICI e ICD poseen una lengüeta posterior bien desarrollada con los bordes laterales paralelos a lo largo de toda su longitud y con extremo posterior redondeado. Los extremos posteriores de estas placas se sitúan al mismo nivel (long.) que el borde posterior de la placa IFI pero no alcanza el correspondiente a la placa IFD. La superficie de estas lengüetas es lisa y uniforme tanto en la cara externa como en la interna, sin estructuras diferenciables. El diente anterior de cada placa tiene una longitud similar a un tercio de la longitud total de la placa, sus flancos son casi rectos, moderadamente cóncavos y sin inflexiones marcadas. Las otras dos placas del *rastrellum* (IFI e IFD) son de diferente longitud siendo la IFD ligeramente más larga que la IFI. Los extremos anteriores de estas dos placas son similares con un hombro bien marcado, algo menos oblicuo que en *Gilcidia jagoi*. En *G. smithi* existe un relativamente bien marcado punto de inflexión que diferencia el hombro del diente anterior. El diente de cada una de estas placas es ligeramente mas largo que el diente de las placas ICI e ICD y sus ápices se sitúan en una posición mas avanzada que las de las placas centrales. El cuerpo de las placas IFI e IFD es moderadamente robusto, elongado. El cuerpo de la placa IFI tiene una longitud equivalente a tres quintas partes de la longitud total de la placa, y el de la placa IFD algo mayor. El rodete marginal en estas placas esta ligeramente marcado por la existencia de una zona deprimida y aplanada que establece contacto con la cara exterior de las lenguetas de las placas ICI e ICD impidiendo la introducción de placas infracentrales entre las placas del *rastrellum*.

Las placas posteriores del marco marginal inferior son bien redondeadas y carecen de espinas o expansiones posteriores. La placa ILI es una continuación del rodete marginal de la placa IFI y, a lo largo de toda su longitud, es tan ancha como el cuerpo de esta placa, en vista ventral esta placa tiene un aspecto casi simétrico ya que la articulación ILI-IPI es oblicua, situandose la placa IPI por encima de la placa ILI. La placa IPI tiene un

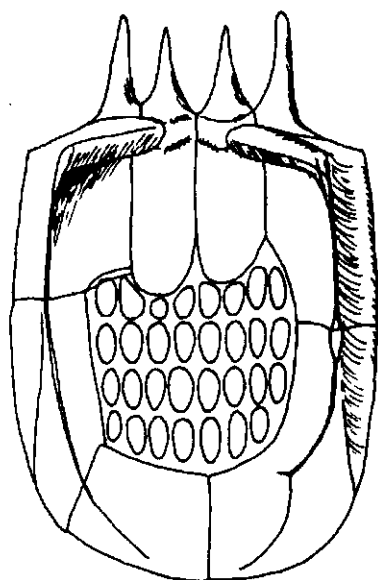


contorno casi cuadrangular, algo mas ancho (transv.) que largo (long.). La placa IPD tiene forma de J, la articulación IPD-IPI es paraxial, mientras que la IPD-IFD es transversal; esta ultima tiene una longitud algo menor que la primera. La diferenciación entre rodete marginal y el area deprimida interna de la placa IFD se continua en la placa IPD; en esta ultima placa el rodete se va atenuando hacia las porciones posteriores llegando a desaparecer en la última cuarta parte de su longitud.

En la cara superior hay que destacar la forma y disposición de las placas del área anterior. El conjunto SOD-SOC-SOI es muy estrecho, con una anchura total equivalente a dos tercios de la anchura total (transv.) de la teca. La placa SOC es, comparandola con otros Ctenocystoideos, muy elongada, con una longitud similar al doble de su anchura. El rostro de la placa SOC tiene el extremo anterior redondeado, los laterales son moderadamente convergentes y el borde dorsal en sentido transversal es convexo. El cuerpo de esta placa es tan largo (long.) como ancho (transv.), los bordes anteriores son oblicuos y forman un angulo de unos 120° con respecto al eje principal del animal. Los margenes posterior y laterales de esta placa son muy redondeados y existen una estrias en la cara superior de esta placa paralelas a este margen

que cubren la totalidad de su superficie alcanzando el extremo anterior del rostro.

Las placas SOD y SOI son similares, tienen un contorno elíptico con el eje mayor equivalente a dos veces la longitud del eje menor. El eje mayor de estas placas tiene una orientación de unos 110-120° con respecto al eje principal del animal, esta orientación condiciona el aspecto de galón que en norma dorsal presenta el ctenidio.



1 mm

la SFI

Las placas SFI y SFD son similares en forma y tamaño, si bien se diferencian por el tamaño y por la escotadura del hidroporo-gonoporo. Estas placas tienen una forma relativamente recta, ya que el eje de la porción lateral forma un ángulo de unos 30° con respecto al eje de la porción fronto-medial. El borde anterior de la porción frontomedial puede presentar una escotadura que acoge a las placas SOI y SOD. El ápice de la porción fronto-medial es agudo y forma un ángulo de unos 60°. La placa SFD es algo más larga que la SFI. La escotadura del gonoporo-hidroporo

situada en la cara interna de la placa SFD es muy amplia, con una longitud equivalente a un tercio de la longitud total de la placa, y con los bordes poco netos; esta escotadura es de profundidad media.

La placa SLD tiene una longitud similar a la placa SLI, es relativamente estrecha y aproximadamente tiene una anchura menor de un quinto de la anchura total de la teca, su superficie es lisa y no presenta estructuras reconocibles. Por el contrario la placa SLI, que es muy similar en aspecto a la placa SLD, tienen en el extremo posterior de su borde interno una depresión que se continúa en las placas posteriores.

La parte posterior del marco superior de placas marginales se encuentra

formado por un número variable de placas (2 ó 3), esta variación presumiblemente es debida a la división de la placa SPI en dos placas (SPIa, SPIb). Estas placas, especialmente la placa SPIb, presentan un borde posterior lobulado. La placa SPD tiene un tamaño pequeño, es la menor del marco marginal superior y en su tercio posterior empieza la depresión interna aplanada que existe en el extremo posterior de la teca y de la cual hicimos referencia en el parrafo anterior al describir la placa SLD. La placa SPIa tiene un tamaño algo mayor que la placa SPD y su articulación con la placa SPIb es oblicua. La mayor placa de la serie posterior es la SPIb, esta placa presenta un lobulo abultado que se situa inmediatamente a la izquierda de la linea media del animal y por encima del sifón posterior.

El esqueleto de los tegumentos infracentral y supracentral está formado por osículos elipticos de pequeño tamaño con una disposición ortogonal. En el tegumento supracentral encontramos en el holotipo doce filas y diez columnas, mientras que en infracentral hay cuatro filas y ocho columnas. Los osículos del tegumento supracentral tienen una superficie externa plana o plano-convexa; los del tegumento infracentral tienen una cara externa concava, con los bordes muy agudos y la porción media aplanada.

El ctenidio esta formado por dos series de siete osículos ctenidiales cada una. Estos osículos son largos y estrechos, el borde externo tiene una sección transversal plano-convexa. Los flancos de cada placa ctenidial son rectilíneos y el borde posterior es curvo, semicircular. Estas placas tienen una gran separación entre ellas, algo mayor que la anchura de estas placas en sus bases y en el extremo anterior de entre cinco y seis veces la anchura de la lamela. La penúltima placa ctenidial tiene un grosor algo menor que la inmediata anterior y mucho menor (dos o tres veces) que la última placa del ctenidio. Esta placa ctenidial externa tien aspecto de coma, presenta una importante torsión, es mucho mas gruesa que los dientes del *rastrellum* y se adpata moderadamente bien al contorno del hombro de la splacas IFI e IFD.

***Gilcidia smithi* (Ubaghs, 1987) (comb. nov.)**

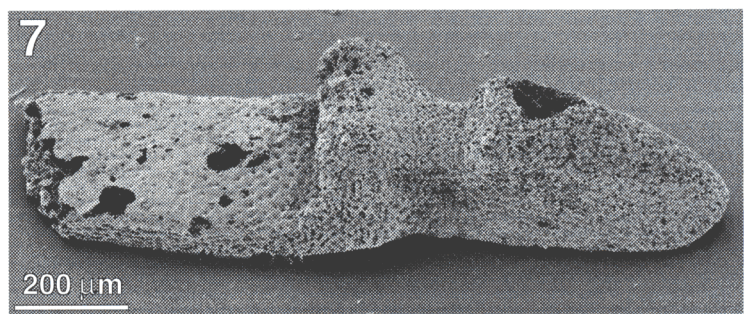
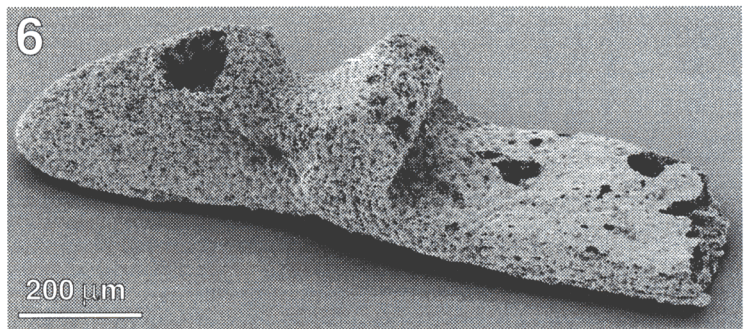
Serie tipo V238, V279, E63227

- 1.- *Gilcidia smithi* (Ubaghs, 1987) (comb. nov.). Holotipo V238a, cara ventral, a la izquierda de la imagen aparecen los osículos derechos del marco marginal superior. Obsérvese la disposición regular de los osículos tegumentarios dorsales. Réplica en latex, blanqueada con óxido de magnesio.
- 2.- *Gilcidia smithi* (Ubaghs, 1987) (comb. nov.). Holotipo V238b, cara dorsal. Obsérvese la apófisis superior de la placa IFI, la forma de la Réplica en latex, blanqueada con óxido de magnesio.
- 3.- *Gilcidia smithi* (Ubaghs, 1987) (comb. nov.). Paratipo V279, cara dorsal. Réplica en latex, blanqueada con óxido de magnesio.
- 4.- *Gilcidia smithi* (Ubaghs, 1987) (comb. nov.). Paratipo E 63227, tanto a su derecha como a su izquierda aparecen placas aisladas de al menos dos individuos desarticulados. En el centro de la imagen aparece una placa con forma de "T", es una placa SOC en vista ventral, perteneciente posiblemente al espécimen E 63227, pertenece a este. Réplica en latex, blanqueada con óxido de magnesio.
- 5.- *Gilcidia smithi* (Ubaghs, 1987) (comb. nov.). Paratipo E63227. En este espécimen se observa con claridad la cresta de inserción del septo transversal interno sobre la placa IPD (abajo en la imagen) y el pequeño tamaño de la apófisis lateral de la placa IFI. Réplica en latex, blanqueada con cloruro amónico.

***Gilcidia viviannae* gen. nov. sp. nov. Microscopía electrónica.**

Holotipo PDU Dm16

- 6.- *Gilcidia viviannae* gen. nov. sp. nov. Holotipo PDU Dm16. Placa ICD. Obsérvese los bordes paralelos de la lengüeta posterior. La orientación oblicua hacia la derecha del eje del diente anterior y la constricción existente en el borde superior de su base. Fósil fosatizado, SEM (fotografía Mónica Martí Mus).
- 7.- *Gilcidia viviannae* gen. nov. sp. nov. Placa ICD. Fósil fosatizado, SEM (fotografía Mónica Martí Mus).



Gilcidia jagoi (Jell, Burret y Banks, 1985) (comb. nov.)

* 1985: *Ctenocystis jagoi*, Jell, Burret y Banks, 1985: p.

1995: *Ctenocystis jagoi* Jell, Burret y Banks, 1985; Dzik y Orłowski, p. 29

Diagnosis: Una especie de *Gilcidia* caracterizada por poseer unos osículos del tegumento centrales superior de tamaño muy grandes con una disposición regular al trebolillo. Las placas SFI y SFD son muy anchas y presentan los extremos anteriores romos. Placas ICI e ICD con lengüetas posteriores agudas, entre las que se sitúan osículos infracentrales.

Holotipo: UTGD 122594, Museum of the Department of Geology, University of Tasmania.

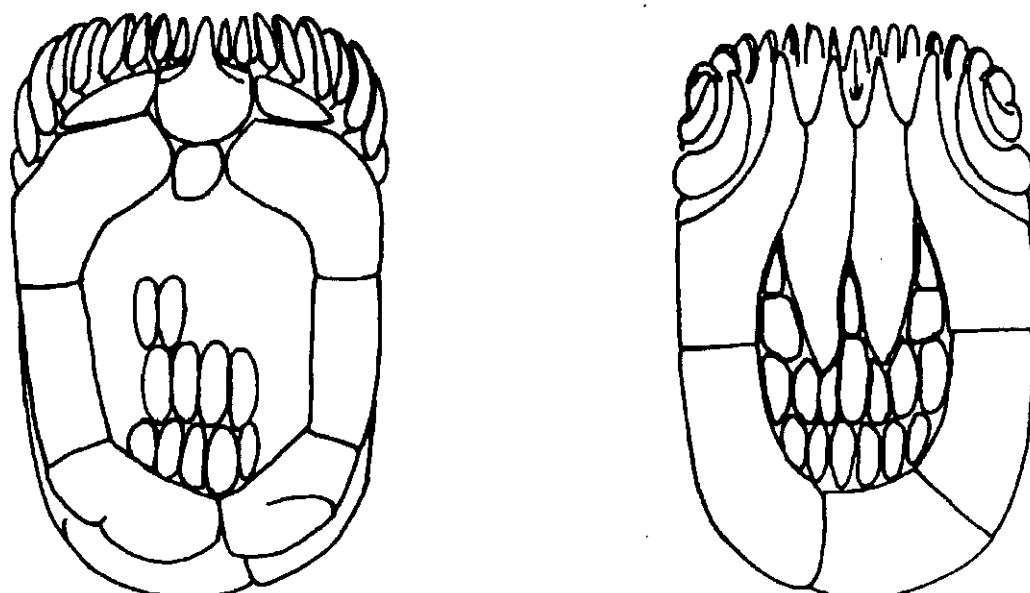
Paratipos: NHVP 107073, NHVP 107075, NHVP 107076 depositados en el Museum of Victoria, Palaeontological Collection.

Derivación del Nombre: especie dedicada al Prof. J. Jago (JELL, BURRET y BANKS, 1985, p. 197).

Localidad y estrato tipo localidad NMVPL92, en un corte de carretera situado al Sur de Gawler River en la carretera de Isandula, 8 km al Sur de Ulverstone, Norte de Tasmania, Australia. Cateena Group (situada encima de los Conglomerados de Isandula), parte media del Cámbrico Medio. Asociados a *Cambraster testudorum* Jell, Burret y Banks, 1985 (Edrioasteroidea, Stromatocystitidae).

Ejemplares estudiados: La descripción y reconstrucción de esta especie están basadas en la descripción original y en las figuras de Jell, Burret y Banks, 1985 (p. 197-199 y fig. 10A-E) pues no hemos tenido acceso directo al material fósil de esta especie.

Hay que destacar que sendas réplicas en latex del Holotipo (UTGD 122594) fueron figuradas en la Figuras 10C (x5) y en la Fig. 10E (x8). Estas fotografías recogen distintos detalles anatómicos gracias a "defectos" de replicado y/o diferentes momentos de limpieza o preparación de los moldes



1 mm



naturales. Adicionalmente, las fotografías fueron realizadas con ángulos ligeramente diferentes, lo que nos ha permitido la preparación de un par estereoscópico y así estudiar en detalle el ejemplar reproducido en ambas figuras. Otros detalles, especialmente los de la cara ventral, son visibles en los paratipos figurados.

Descripción: *Gilcidia jagoi* (Jell, Burret y Banks, 1985) es una forma típica del patrón morfológico Dizonida. Se trata de una especie de talla grande y complexión muy robusta en ambos marcos marginales.

La cara inferior de la teca es relativamente plana, con el rodete apenas insinuado en la mitad anterior de la cara ventral apreciándose un pequeño resalte transversal en la placa IPD (JELL *et al.*, 1985, fig. 10B). El rastrellum ocupa algo mas de la mitad de la cara inferior.

Las placas IFI e IFD son relativamente anchas y presentan unos hombros muy largos que representan la mitad de la longitud del cuerpo de estas placas, por otra parte resultan ser muy oblicuos de aproximadamente 45° respecto al eje axial del animal y se prolonga hasta el diente describiendo un amplio arco. El diente de estas placas tiene una longitud equivalente a un

tercio de la longitud del cuerpo de la placa. El contorno lateral de cada diente se prolonga hacia atrás sin cambios bruscos de dirección describiendo curvas de contorno suave. Así resulta que la cara interna de cada diente se prolonga hacia atrás describiendo una S muy abierta hacia la cara interna del cuerpo de la placa y la cara externa lo hace describiendo un arco muy amplio hasta la unión del hombro con el lateral externo de la placa. Esta unión tiene un ángulo de unos 100°.

Las placas ICI e ICD son muy largas rebasando su extremo posterior los bordes posteriores de las placas IFI e IFD. El cuerpo de estas placas es relativamente estrecho, siendo de una anchura similar a la de los dientes. La lengüeta posterior de cada una de las placas es larga, con el extremo muy agudo, de contorno ligeramente sinuoso, en la porción inmediata detrás del cuerpo presenta unas amplias escotaduras en su borde externo en su contacto con las placas IFI e IFD. La anchura máxima de las placas ICI e ICD se encuentra en las porciones medias de las lengüetas.

La placa IPD en su cara externa no presenta caracteres especiales, su borde posterior es uniformemente redondeado y, como hemos comentado anteriormente, en la porción paraxial de esta placa se aprecia el rodete marginal que es muy suave. La placa ILI es dos veces más larga que ancha y su borde posterior es oblicuo y bien diferenciado de los bordes laterales (externo e interno), rebasando sobradamente el extremo anterior de la placa IPD.

Las placas infracentrales son grandes, elongadas, forman filas y aparentemente se ordenan al tresbolillo, si bien resulta difícil de precisar en base al estudio exclusivo de material fotográfico (Jell *et al.*, 1985, fig. 10A y B).

La cara dorsal del animal es muy robusta, especialmente en las porciones frontales. Las placas SFD y SFI son muy anchas, son dos veces más largas (en el sentido longitudinal de la placa) que anchas. En el margen externo distinguimos tres tramos, el borde anterior es sub-perpendicular al eje axial del animal y es una escotadura aplanada donde encaja el borde superior

de las placas SOD o SOI; el borde lateral posterior es paraxial y relativamente corto; uniendo ambos tramos existe una porción media curvada que establece contacto con las placas ctenidiales más externas, la anchura máxima de esta placa se encuentra precisamente en esta porción de la placa con una orientación de unos 45° con respecto al eje axial del animal. El ápice de esta placa es muy romo y se encuentra en una posición muy retrasada con respecto a la placa SOC.

Las placas SLI y SLD son de anchura media, rectangulares en norma dorsal, son dos veces y media más largos (long.) que anchos (transv.) y tienen una longitud similar a la longitud (long.) de las placas SFI y SFD. En el extremo posterior se encuentran las placas SPI y SPD que sólo son conocidas en el holotipo (Jell *et al.*, 1985, fig. 10C y E). Estas placas no aparecen subdivididas aunque presentan una estructura peculiar. La placa SPI aparece con dos masas o abultamientos en forma de túmulo, uno de estos abultamientos se sitúa en el extremo anterior externo de la placa y el otro en el extremo posterior interno; separando ambas estructuras aparece una depresión oblicua relativamente ancha. La presencia de esta estructura no permite descartar la posible subdivisión de esta placa en otros ejemplares. La placa SPD presenta un único abultamiento en el extremo posterior externo y parece ser una prolongación del abultamiento posterior de la placa SPI.

La placa SOC tiene un tamaño medio. Los laterales y borde posterior de esta placa son redondeados. Los bordes frontales son rectilíneos y forman ángulo. La transición de estos bordes frontales hacia el rostro es gradual y se realiza mediante un arco amplio. El rostro es de tamaño medio, con una longitud de unos dos tercios de la longitud del cuerpo de esta placa. Por otra parte, el rostro es moderadamente agudo con los laterales incrementando su convergencia hacia el extremo anterior. El borde superior del rostro se prolonga por encima del cuerpo de la placa divergiendo notablemente hasta alcanzar los laterales del cuerpo de las placas. Las placas SOI y SOD son subovales y aparentemente se agudizan en el extremo lateral; si bien este detalle no se aprecia en el material fotográfico estudiado (Jell *et al.*, 1985, fig.

10C y D), podemos inferirlo por la escotadura frontal de las placas SFI y SFD.

Las placas del ctenidio corresponden al tipo morfológico Dizonida, hay nueve placas ctenidiales en cada batería. En cada batería distinguimos tres porciones. En la primera de ellas, la interior, las placas tienen una forma similar aunque varían en tamaño ya que este incrementa paulatinamente hacia los laterales del animal. Estas placas presentan una incisión condilea carente de apófisis superior mediante las que se articulan con los borde frontales de la placa SOC (dos placas ctenidiales por batería) y con el borde anterior de cada placa SOD o SOD (cuatro placas ctenidiales por batería). Otro tramo bien diferenciado está formado por las dos placas ctenidiales más externas, ambas placas están reviradas y son de gran tamaño. De ellas la más externa (placa ctenidial 9) es muy gruesa y adapta su forma al contorno de los hombros de las placas IFI e IFD. Finalmente el tramo medio corresponde a una placa de transición (placa ctenidial 7), relativamente plana y no vinculada con las placas SOD o SOI. El borde externo de las placas ctenidiales (al menos de las siete primeras) en sentido transversal es casi plano, moderadamente convexo y sin ornamentación apreciable. El borde posterior de la cara externa de estas placas es redondeado y tras él encontramos una depresión en forma de escalón correspondiente al borde superior de la incisura condilea.

Las placas supracentrales son muy grandes y elongadas, unas tres veces más largas (Long.) que anchas (trans.) y aunque sólo podemos observar las posteriores (JELL *et al.*, 1985, fig. 10A y B), por su tamaño podemos interpretar que hubo cuatro filas, en las cuales se ordenaban al tresbolillo. en el extremo anterior del tegumento supracentral encontramos una placa grande (tan larga como las placas supracentrales descritas pero el doble de anchas) y redondeada que se intercala entre los extremos anteriores medios de las placas SFD y SFI y el extremo posterior de la placa SOC, por lo que deducimos que la totalidad del tegumento supracentral estaba formado por placas supracentrales grandes.

La cara superior del marco inferior es parcialmente visible en el holotipo (UTGD122594) y en el ejemplar NMVP107076 (JELL *et al.*, 1985, fig. 10A y B y

fig. 10D respectivamente). De la placa IFI, se observa, con cierta dificultad, el extremo anterior del cuerpo de la placa, aquí resulta visible el proceso que se superpone al cuerpo de la placa ICI en su cara interna. En el ejemplar NMVP107076 (JELL *et al.*, 1985, fig. 10D) aparece la cara superior de la placa IFD, si bien no podemos decir mucho acerca de su estructura. En cambio, las placas posteriores son perfectamente visibles y entre los dos ejemplares podemos hacernos una idea muy aproximada de la estructura real de esta porción del cuerpo del animal. La placa IPD del holotipo (UTGD122594) presenta una faceta articular superior muy ancha con un surco longitudinal también muy ancho acordes con la complexión general robusta de esta especie. El canal lateral derecho de la teca ocupa tan sólo la porción paraxial de la placa, abandonando la placa de manera súbita, sin el habitual atenuamiento progresivo hacia las porciones caudales. La escotadura posterior (donde se alojaba la piramide anal /sifón exhalante) está bien definida y tiene una extensión (transv.) de dos quintos de la anchura (transv.) de la placa. Justo por encima de esta escotadura existe un resalte o escalón.

La textura externa del estereoma de las placas es ligeramente granulosa, esto resulta ser especialmente evidente en las placas IFI, IFD.

Gilcidia viviannae sp. nov.

Diagnosis: Un representante del género *Gilcidia* con el diente anterior de las placas IFD e IFI oblicuo respecto al cuerpo de la placa y con una constricción en la base. Cara lateral externa del cuerpo de las placas IFD e IFI más estrecho que la cara interna.

Derivación del nombre: epíteto específico dedicado a Vivianne Berg-Madsen, colectora de los especímenes.

Holotipo: PMU Dm16, Museo del Dept. of Historical Geology and Palaeontology. Institute of Earth Sciences, Uppsala University, Suecia.

Localidad tipo: Borrerård, arroyo Oeleå (=Øleå), al sureste de la isla de Bornholm en el mar Báltico, Dinamarca. Para detalles ver BERG-MADSEN 1981, 1985a y 1985b.

Estrato tipo: Andrarum Limestone. Cámbrico Medio, Grupo zonal de *Paradoxides forchhammeri*, Zona de trilobites de *Solenopleura brachymetopa*. Para detalles ver BERG-MADSEN 1981, pág. 223, 1985a y 1985b.

Ejemplares estudiados: una placa aislada, PMU Dm16, que corresponde a una placa ICI. Esta placa se ha estudiado mediante fotografías de SEM remitidas por Mónica Martí Mus quién realizó el estudio preliminar de estas placas (M. Martí, com. pers. 10 de junio de 1998).

Descripción:

Se trata de una placa ICD cuyo estado de conservación es muy bueno; si bien presenta algunas roturas. Una de en el borde superior del diente anterior, varias en la cara superior de la lengüeta posterior.

La longitud total de esta placa es de 1160 µm. La lengüeta posterior tiene los bordes laterales subparalelos, algo convergentes distalmente. Los flancos tienen una sección moderadamente redondeada en sus dos tercios distales y verticalizada en su tercio anterior, lo cual es atribuido al área de contacto con la placa IFD que se extendía más allá del cuerpo de estas placas invadiendo el área infracentral. En su extremo posterior esta lengüeta presenta una rotura que comprende la casi totalidad del extremo posterior, sin embargo en el ángulo posterior izquierdo se observa el inicio de la curvatura posterior lo cual nos permite reconstruir el contorno posterior de esta placa. Este borde debió ser redondeado similar en su forma al que presenta *Gilcidia smithi* (UBAGHS, 1987) y bien diferente del de *Gilcidia jagoi* (JELL, BURRETS y BANKS, 1985).

El cuerpo de esta placa es estrecho (long.) y, aparentemente, tan alto (220 µm) como ancho (la descripción se basa en una única fotografía). Su altura es equivalente al triple del espesor (dors.-ventral) de la lengüeta. La cara

posterior del cuerpo es vertical, la superior moderadamente redondeada, la frontal presenta una inclinación de unos 80° respecto a la vertical. En la cara ventral no se aprecian trazas del rodete marginal. La cara externa (derecha) es notablemente más estrecha (long.; $120\ \mu\text{m}$) que la cara interna ($160\ \mu\text{m}$) y presenta una superficie moderadamente convexa. La placa descansa completamente sobre el portaobjetos del SEM por lo que no deben existir resaltes en la cara inferior tales como rodete marginal o cordón axial en la lengüeta.

El diente anterior es tan largo como la lengüeta (long. $560\ \mu\text{m}$) y presenta la porción lamelar separada del cuerpo de la placa por un área constreñida de unos $120\ \mu\text{m}$. El diente diverge distalmente, su eje axial forma un ángulo de unos $160\text{-}170^{\circ}$ respecto al eje axial de la lengüeta o respecto al cuerpo de la placa. El borde inferior se sitúa a la misma altura que la cara inferior de la lengüeta posterior y del cuerpo de la placa; anteriormente forma un arco de 90° y $100\ \mu\text{m}$ de radio por lo que el ápice anterior se sitúa a $100\ \mu\text{m}$ del plano de reposo. El borde superior forma un arco amplio con un radio más cerrado en las cercanías del ápice.

Género *Ctenocystis* Robison y Sprinkle, 1969

(grupo apical de primer orden *Ctenocystis* [del plesion Ctenocystoidea])

- 1969 "new echinoderm" Robison y Sprinkle: A new echinoderm from the middle Cambrian of Utah. *Geol. Soc. Amer., Abstr. 1969, Part 5 (Rocky Mt. Sect.)*.
- * 1969 *Ctenocystis utahensis* Robison y Sprinkle: Ctenocystoidea. New class of primitive echinoderms. *Science*, 166 (3912): 1512-1514.
- 1978 *Ctenocystis* Robison y Sprinkle, 1969; Sprinkle y Robison, Addendum to Subphylum Homalozoa, Ctenocystoids. In: R. C. MOORE y C. TEICHERT (eds.), *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part T Echinodermata 2, vol.3. Lawrence*. T998-T1002.
- 1981: *Ctenocystis utahensis* Robison y Sprinkle, 1969: GUNTHER, L. F. y GUNTHER, V. G. Some Middle Cambrian fossils of Utah. *Brigham Young University Geology Studies*, 28 (1). 81.
- 1985: *Ctenocystis utahensis* Robison y Sprinkle, 1969: Fatka y Kordule, *Etoctenocystis bohémica* gen. et sp. nov., new ctenocystoid from Czechoslovakia (Echinodermata, Middle Cambrian). *Vestník Ústředního Ústavu Geologického* (= Bulletin of the Geological Survey, Prague), 60(4), 225-230. p. 227-228, fig.2
- 1985: *Ctenocystis utahensis* Robison y Sprinkle, 1969: Jell, Burret y Banks, Cambrian and Ordovician echinoderms from eastern Australia. *Alcheringa*, 9(3), pag. 197.
- 1987: *Ctenocystis utahensis* Robison y Sprinkle, 1969: Ubaghs, Echinodermes nouveaux du Cambrien moyen de la Montagne Noire (France). *Annales de Paléontologie* (1982), 73(1), págs. 4-5.
- 1988: *Ctenocystis utahensis* Robison y Sprinkle, 1969: Ubaghs y Robison; Homalozoaan echinoderms of the Wheeler Formation (Middle Cambrian) of western Utah. *University of Kansas Paleontological Contributions, Paper*, 120, p. 4; fig 2.2.
- 1995: *Ctenocystis utahensis* Robison y Sprinkle, 1969; Dzik y Orłowski, Primitive ctenocystoid echinoderm from the earliest middle cambrian of Poland. *Annales de Paléontologie (Vert.-Invert.)*, 81 (1): p. 28-29.

Diagnosis: Un género de Ctenocystidae caracterizado por presentar las lengüetas posteriores de las placas ICI e ICD muy reducidas o residuales, sin invadir el tegumento infracentral (enmendada).

Especie tipo: *Ct. utahensis* ROBISON y Sprinkle, 1969

Especies incluidas: *Ct. utahensis* Robinson y Sprinkle, 1969 (Cámbrico medio; Utah) y *Ct. colodon* Ubaghs y Robison, 1988 (Cámbrico medio; Utah, Idaho). *non Ct. smithi* Ubaghs, 1987 *pro Gilcidia smithi* comb nov. *non Ct. jagoi* Jell Burret y Banks, 1985 *pro Gilcidia jagoi* comb. nov.

Descripción: Ctenocystidae de compleción media, con un rango de tamaños

de mediano a grande. La característica más sobresaliente es el tamaño reducido de las lengüetas posteriores de las placas medias del rastrellum (placas ICI e ICD) que no invaden el tegumento infracentral.

En la cara ventral, los osículos tienen un aspecto medio, ni muy anchos ni muy estrechos, observándose variaciones interindividuales importantes. El rodete marginal es amplio y alcanza los ángulos posteriores del cuerpo (placas ILI e IPD) y que pierde definición en el rastrellum. El borde posterior del marco marginal presenta procesos dirigidos hacia atrás, en forma de espina o aplanados y romos.

En la cara dorsal, la placa SOC presenta un rostro prominente y estrecho (transv.), los bordes anteriores del cuerpo de esta placa son ligeramente oblicuos o netamente transversales, casi rectilíneos y su borde posterior claramente poligonal. Los extremos anteriores de las placas SFD y SFI se sitúan a ambos lados de la placa SOC, cerca de sus ángulos posteriores. Las placas del tegumento infracentral presentan una distribución casi regular, al tresbolillo, en cambio las placas del tegumento supradorsal presentan una clara distribución irregular.

Comentarios y notas nomenclaturales: Desde que ROBISON y SPRINKLE 1969 describieron el género *Ctenocystis* para el único representante conocido por aquel entonces de la Clase Ctenocystoidea, ha habido una cierta tendencia a asignar las nuevas especies descritas a este género. Tan sólo *Etectenocystis*, por la malinterpretación de las “placas intercalares”, fue adscrito a un nuevo género. El estudio de la totalidad de las especies conocidas de Ctenocystoidea nos ha permitido reconsiderar el género *Ctenocystis*, restringiéndolo a tan sólo dos de las especies descritas: *Ct. colodon* y la especie nominal *Ct. utahensis*; mientras que *Ct. smithi* y *Ct. jagoi*, para las cuales el nuevo género *Gilcidia* es propuesto en este trabajo, han sido segregadas del género *Ctenocystis*.

	Género <i>Ctenocystis</i>	
	<i>Ctenocystis colodon</i>	<i>Ctenocystis utahensis</i>
Hombro de las placas IFI e IFD	amplio, transversal, con escotaduras	oblicuo, rectilíneo, sin escotaduras
Número de placas ctenidiales alojadas en el hombro de las placas IFI e IFD	dos o tres	una
Placas SOD y SOI	pequeñas, subtriangulares	medianas, ovales o subrectangulares
Cuerpo de la placa SOC	poligonal, con bordes laterales, posterolaterales y posterior.	trapezoidal o cuadrangular, con bordes laterales y posterior
Borde posterior de la placa SOC	sin escotadura	con escotadura estrecha o sin ella
Rostro de la placa SOC	corto y romo	largo y moderadamente agudo
Rama transversal de las placas SFD y SFI	con una depresión transversal alargada cerca del margen anterior	lisas, sin una depresión transversal alargada cerca del margen anterior
Rama longitudinal de las placas SFD y SFI	muy corta	larga, tan larga o más larga que la rama transversal
Lengüetas posteriores de las placas ICI e ICD	ausentes	insinuadas
Dientes anteriores del rastrellum	largos, estrechos y de contorno recto o sinuoso	largos, muy estrechos, de contorno recto
Superficie externa del estereoma	ornamentado con tubérculos o alineaciones	lisa (probablemente debido a procesos tafonómicos)

Ctenocystis utahensis Robison y Sprinkle, 1969

- 1969: "new echinoderm" Robison y Sprinkle: A new echinoderm from the middle Cambrian of Utah. *Geol. Soc. Amer., Abstr. 1969, Part 5 (Rocky Mt. Sect.)*.
- * 1969: *Ctenocystis utahensis* Robison y Sprinkle: Ctenocystoidea. New class of primitive echinoderms. *Science*, 166 (3912): 1512-1514.
- 1975: *Ctenocystis utahensis* Robison y Sprinkle, 1969: Ubaghs, Early Paleozoic echinoderms. *Annual Review of Earth & Planetary Science*, 3: 79-98.
- 1977: *Ctenocystis utahensis* Robison y Sprinkle, 1969: Paul, Evolution of primitive echinoderms. In: A. HALLAM (Edt.), *Patterns of evolution*. Elsevier, Amsterdam. 123-158.
- 1978: *Ctenocystis* Robison y Sprinkle, 1969; Sprinkle y Robison, Addendum to Subphylum Homalozoa, Ctenocystoids. In: R. C. MOORE y C. TEICHERT (eds.), *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part T Echinodermata 2, vol.3*. Lawrence. T1001.
- 1981: *Ctenocystis utahensis* Robison y Sprinkle, 1969: GUNTHER, L. F. y GUNTHER, V. G. Some Middle Cambrian fossils of Utah. *Brigham Young University Geology Studies*, 28 (1). 81.
- 1985: *Ctenocystis utahensis* Robison y Sprinkle, 1969: Fatka y Kordule, *Etoctenocystis bohémica* gen. et sp. nov., new ctenocystoid from Czechoslovakia (Echinodermata, Middle Cambrian). *Vestník Ústředního Ústavu Geologického* (= Bulletin of the Geological Survey, Prague), 60(4), 225-230. p. 227-228, fig.2
- 1985: *Ctenocystis utahensis* Robison y Sprinkle, 1969: Jell, Burret y Banks, Cambrian and Ordovician echinoderms from eastern Australia. *Alcheringa*, 9(3), pag. 197.
- 1985: *Ctenocystis utahensis* Robison y Sprinkle, 1969: Smith, A. B. Atlas Invertebrate macrofossils, pl 7.1.7 A, B y C
- 1987: *Ctenocystis utahensis* Robison y Sprinkle, 1969: Ubaghs, Echinodermes nouveaux du Cambrien moyen de la Montagne Noire (France). *Annales de Paléontologie* (1982), 73(1), págs. 4-5.
- 1988: *Ctenocystis utahensis* Robison y Sprinkle, 1969: Ubaghs y Robison; Homalozoan echinoderms of the Wheeler Formation (Middle Cambrian) of western Utah. *University of Kansas Paleontological Contributions, Paper*, 120, p. 4; fig 2.2.
- 1993: Ctenocystoideo: Sepkoski, J.J. *Fundamentos*. La vida en los océanos. in Gould, S. J. (Ed.) *El Libro de la vida*. p.57
- 1995: *Ctenocystis utahensis* Robison y Sprinkle, 1969; Dzik y Orłowski, Primitive ctenocystoid echinoderm from the earliest middle cambrian of Poland. *Annales de Paléontologie (Vert.-Invert.)*, 81 (1): p. 28-29.

Diagnosis: una especie del género *Ctenocystis* con un hombro oblicuo y convexo, dientes anteriores de las placas del rastrellum largos, estrechos y de contorno sinuoso (enmendada).

Serie tipo: ROBISON y SPRINKLE, 1969 designaron Holotipo (USNM 163252) y figuraron cinco Paratipos (USNM 163253 al 163257), el resto del material estudiado por los autores esta depositado en la Universidad de Utah (UU 100 al 102) y Museo de Zoología Comparada de la Universidad de Harvard (MCZ 605). Las siglas UU 100 a UU 102 corresponden a grandes lajas de roca que contienen numerosos especímenes, este material se encuentra actualmente depositado en el Natural History museum (Smithsonian Institution) de Washington D. C.

Ejemplares estudiados: hemos tenido ocasión de estudiar todos los ejemplares depositados en el Natural History Museum de Londres y en el Dep. de Paleontología del Natural History museum (Smithsonian Institution) de Washington D. C. Lo que incluye a la serie tipo de esta especie se conoce más de un millar de ejemplares (s. UBAGHS, 1987) que se encuentran depositados en diferentes colecciones.

Distribución: Cámbrico Medio de Utah e Idaho

Descripción: *Ctenocystis utahensis* es un Ctenocystoideo de talla media a grande, de complexión robusta, con superficies externas lisas, sin ornamentación. Se trata de una especie con una evidente variación interindividual, tanto en la complexión general como en detalles estructurales.

El marco inferior es robusto, con un rodete bien definido que recorre el marco marginal desde la placa ILI, pasando por el rastrellum hasta la IPD. En las placas IFD, IFI e ILI el rodete ocupa toda la anchura de la placa. La superficie inferior del rodete es aplanada con el borde marginal redondeado, bien convexo. El borde interno sufre una inflexión abrupta, ya que el tegumento infracentral se sitúa a diferente nivel.

Las placas centrales del rastrellum (ICI e ICD) carecen de lengüeta

posterior, si bien en algunos ejemplares parece simplemente esbozada. El cuerpo de estas placas es tan ancho como largo o casi el doble de largo que de ancho. El diente anterior es largo, con la superficie ventral deprimida, convexa. El borde lateral de los dientes anteriores de estas placas es sinuoso, rara vez rectilíneo. El rodete se interrumpe en estas placas aunque en algunos especímenes, el cuerpo de esta placa presenta unas tuberosidades de contorno neto en sus laterales y parte posterior y difuso en su borde anterior.

Las placas IFI e IFD son similares en tamaño y forma, al menos en sus porciones anteriores, ya que la placa IFD tiene una rama longitudinal algo más larga que la correspondiente de la placa IFI. El hombro es largo, oblicuo, con un borde concavo uniformemente redondeado que se continúa con el diente anterior. El diente anterior es largo, estrecho y agudo, ventralmente puede ser recto o con el ápice anterior curvado hacia porciones mediales por lo que en ocasiones puede ser igualmente sinuoso. La inflexión del cuerpo de estas placas es moderada. Los procesos internos se superponen parcialmente sobre las placas ICI e ICD, son gruesos y redondeados.

La placa IPD tiene la característica forma de "J" con una rama transversal relativamente grande (long. y transv.). El rodete marginal mantiene una anchura casi constante a lo largo de toda la rama transversal de esta placa quedando un campo de contorno triangular en la rama transversal que se sitúa a la misma altura que el tegumento infracentral. Esta placa puede presentar un proceso o expansión espiniforme en el margen posterior.

La placa ILI tiene una forma general de "J", con la rama transversal muy corta y oblicua, de manera que el rodete marginal ocupa la totalidad de la rama longitudinal y acaba suavemente en las porciones posteriores de esta rama. La rama transversal presenta en algunos ejemplares un campo de contorno triangular y de tamaño muy reducido; en otros es una simple continuación del rodete marginal.

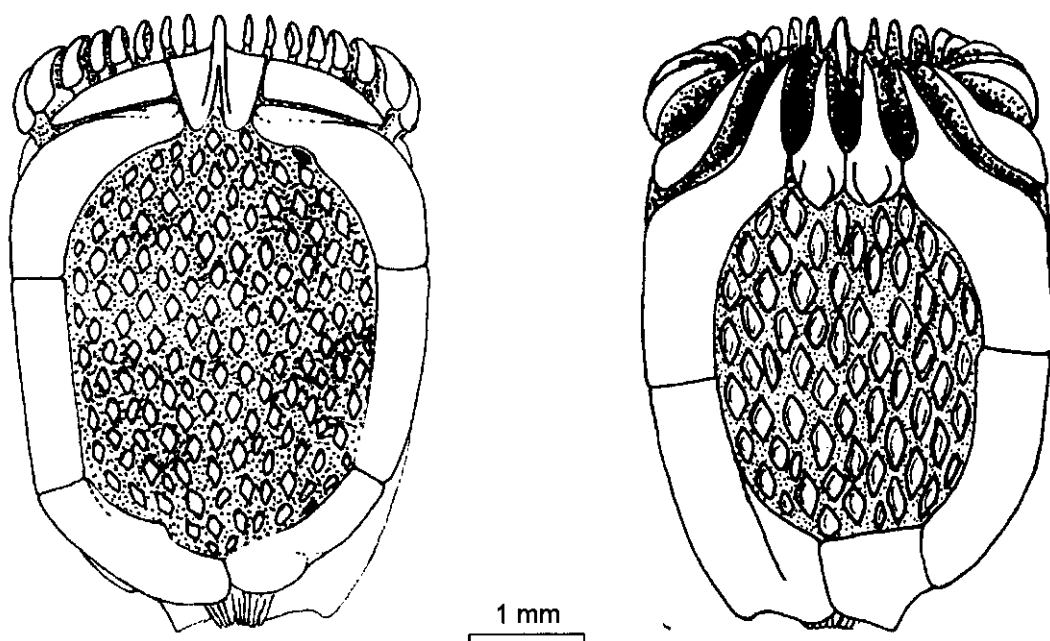
La placa IPI es de tamaño relativamente pequeño y algo abombada. Por lo común presenta un proceso espiniforme romo o aguzado que le confiere a

esta placa un contorno groseramente pentagonal. La imbricación de la placa IPD sobre la IPI es pequeña, lo mismo que la de la placa ILI sobre la IPI.

El esqueleto del tegumento infracentral está integrado por osículos altos (dors.-vent.) con un gollete a media altura y presentan un contorno ojival. Estos osículos se ordenan al tresbolillo, algo irregularmente, en 6-9 filas y 7-9 columnas.

El ctenidio está formado por dos series de 10 placas ctenidiales. No se han podido estudiar placas ctenidiales aisladas, pero su estructura es bien conocida por observaciones parciales. La cara externa es uniformemente arqueada. Presentan una sección acuñada, con los flancos algo convexos, lo que le dan un aspecto en "T" al tener la porción marginal engrosada, en la sección la cara externa es casi plana con los bordes bien marcados, no redondeados ni agudos. La placa ctenidial externa es ostensiblemente mayor que las demás, fuertemente arqueada, tan gruesa como los dientes anteriores de las placas IFI e IFD y se adapta muy bien al hombro de estas placas. Las placas ctenidiales antepenúltimas son también grandes si bien de menor tamaño. El resto de las placas ctenidiales es mucho menor y forman una serie de tamaño decreciente hacia la línea media del animal.

La placa SOC es relativamente grande; en un primer golpe de vista tiene un aspecto triangular aunque su contorno es poligonal. El rostro es largo, estrecho, fuerte, dorsalmente presenta un aspecto de garra; mantiene un espesor (transv.) casi constante; el borde tiene una sección bien redondeada aguzándose frontalmente. La superficie externa del cuerpo del placa SOC es lisa y convexa, tanto en sentido transversal como longitudinal. El borde anterior es casi rectilíneo, con el borde anterior derecho y el izquierdo alineados. Los bordes laterales son perpendiculares al margen anterior, son cortos. Los bordes postero-laterales tienen una longitud de aproximadamente el doble que los bordes laterales (variación interindividual). El borde posterior es corto y en muchos ejemplares existe una escotadura posterior cuyos bordes se extienden hacia delante como dos crestas longitudinales que convergen hacia el rostro, entre estas crestas se encuentra una depresión más profunda que la superficie



general externa del cuerpo de esta placa. Esta placa presenta un cuerpo comparativamente de poco espesor, de aproximadamente un cuarto o menos de la anchura total de la placa.

Las placas SOD y SOI son anchas (transv.), dorsalmente tienen un aspecto arqueado y algo acuñado. Las placas SFD y SFI son arqueadas, relativamente estrechas y aproximadamente un octavo de la longitud total, aunque hay especímenes con anchuras de un cuarto de la longitud total de la placa. La superficie externa de estas placas es lisa, algo convexa. El borde interno de la placa SFD es algo sinuoso, situándose la insisura del hidroporogonoporo en el seno medio. Las placas SLI y SLD son similares, elongadas y estructuralmente son una continuación de las placas SFD y SFI.

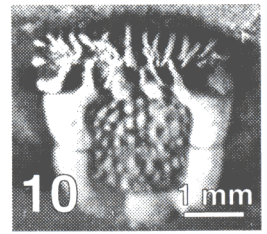
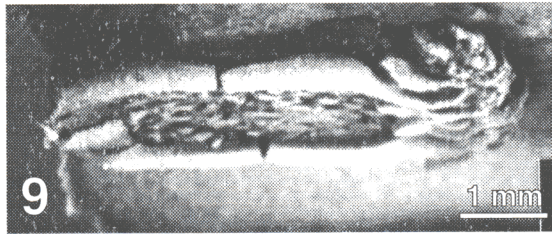
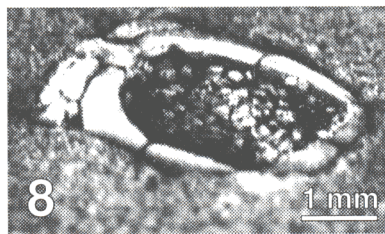
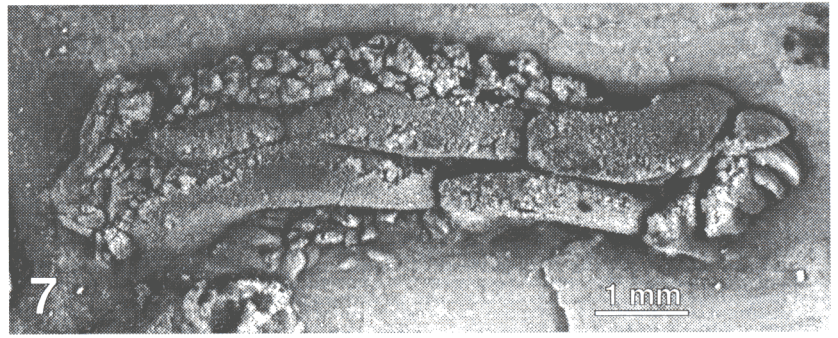
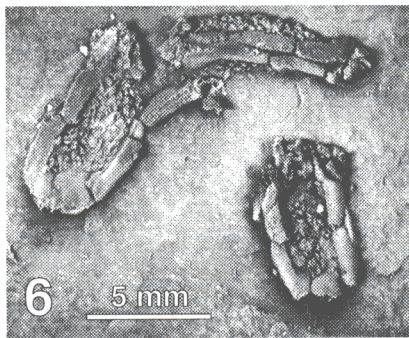
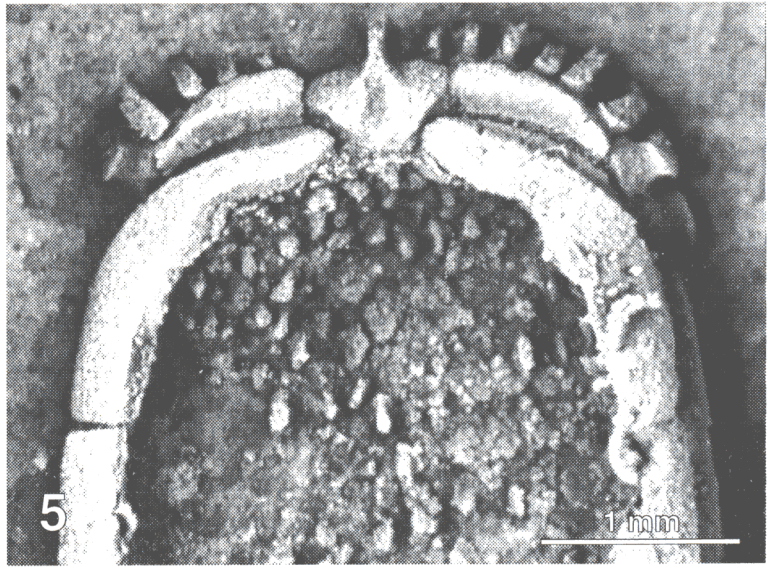
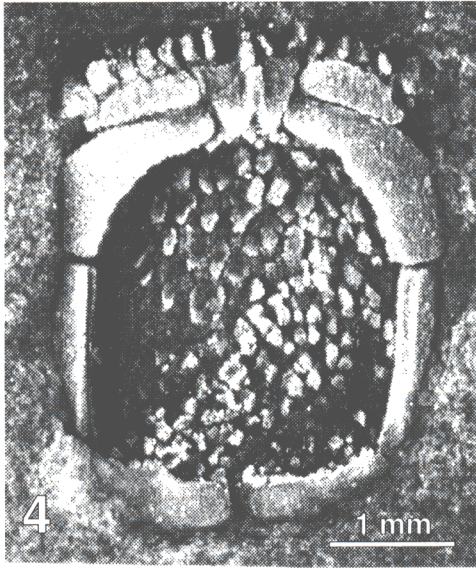
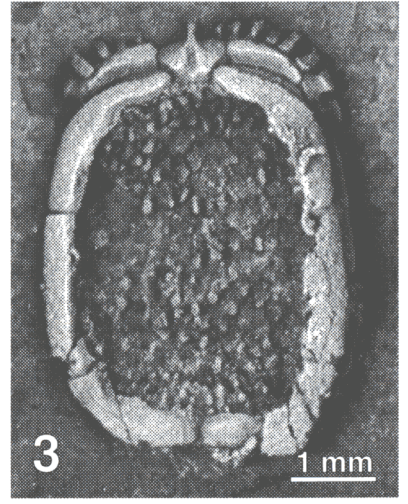
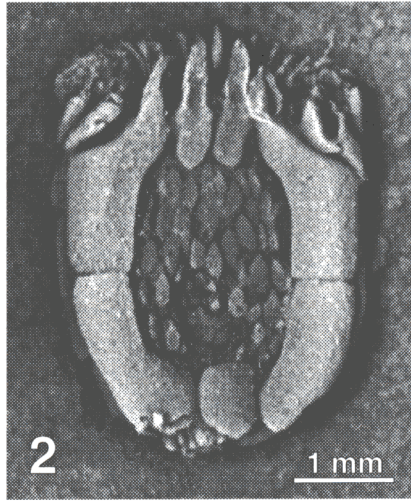
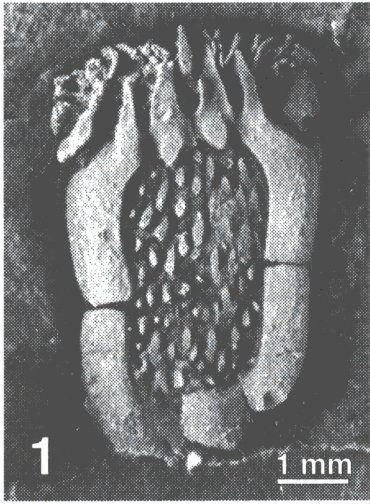
Las placas posteriores del marco superior (SPD y SPI) son simples o múltiples, pudiendo encontrarse divididas en dos placas cualquiera de ellas. Son placas elongadas con una fuerte inflexión.

El tegumento supradorsal está formado por numerosas placas, en torno a las 250, de tamaño pequeño, aproximadamente la mitad de anchas y largas que las del tegumento inferior y de contorno irregular. Estas placas se

***Ctenocystis utahensis* Robison y Sprinkle, 1969. (I) Microscopía óptica.**

E 29573, E 29574, E 29575, E 63509, E 63511, E 63512.

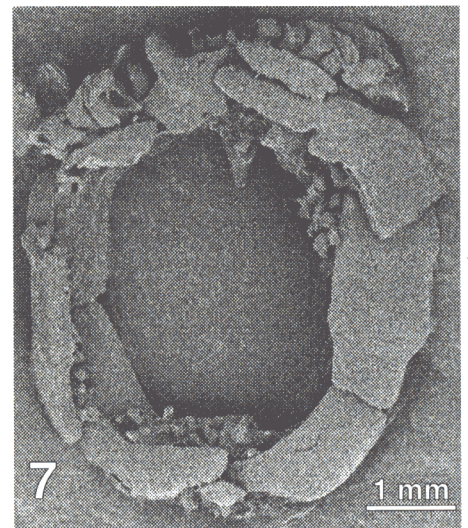
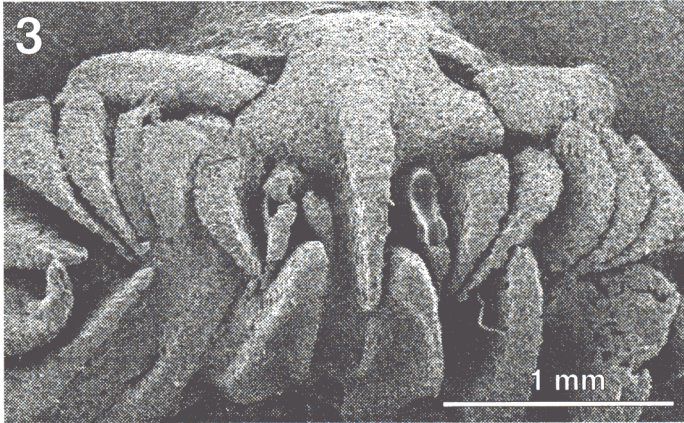
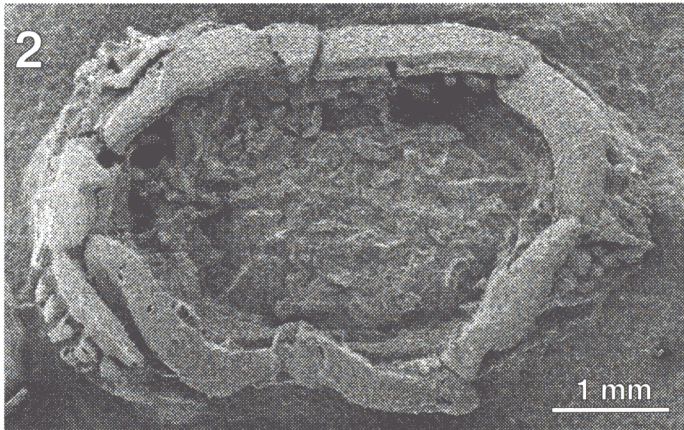
- 1.- *Ctenocystis utahensis* Robison y Sprinkle, 1969. Especimen E 29575. Cara ventral de un espécimen sin desarticular. Réplica en látex, blanqueado con óxido de magnesio.
- 2.- *Ctenocystis utahensis* Robison y Sprinkle, 1969. Especimen E 29574. Cara ventral de un espécimen sin desarticular. En el extremo posterior se aprecia el sifón. Réplica en látex, blanqueado con óxido de magnesio.
- 3.- *Ctenocystis utahensis* Robison y Sprinkle, 1969. Especimen E 63512. Cara dorsal de un espécimen sin desarticular. El tegumento dorsal se ha desprendido del sistema marginal colapsando sobre el ventral. Placa IPD múltiple. Réplica en látex, blanqueado con óxido de magnesio.
- 4.- *Ctenocystis utahensis* Robison y Sprinkle, 1969. Especimen E 63509. Cara dorsal de un espécimen sin desarticular. El tegumento dorsal se ha desprendido del sistema marginal colapsando sobre el ventral. Placa IPD simple. Articulaciones IFI-SOI e IFD-SOD flexionadas dorsalmente. Réplica en látex, blanqueado con óxido de magnesio.
- 5.- *Ctenocystis utahensis* Robison y Sprinkle, 1969. Especimen E 63512. Detalle de la figura 5. Articulaciones IFI-SOI e IFD-SOD flexionadas ventralmente. Réplica en látex, blanqueada con óxido de magnesio.
- 6.- *Ctenocystis utahensis* Robison y Sprinkle, 1969. Muestra E 63511. Cara dorsal de un espécimen sin desarticular. El tegumento dorsal se ha desprendido del sistema marginal colapsando sobre el ventral. Placa IPD múltiple. Réplica en látex, blanqueada con cloruro amónico.
- 7.- *Ctenocystis utahensis* Robison y Sprinkle, 1969. Especimen situado en la muestra E 63511 (ver figura 6). El canal lateral ha colapsado por la compresión lateral del cuerpo, los tegumentos dorsal y ventral se han plegado y sobresalen del marco marginal. Réplica en látex, blanqueada con cloruro amónico.
- 8.- *Ctenocystis utahensis* Robison y Sprinkle, 1969. Especimen E 63509. Vista oblicua posteroizquierda. Réplica en látex, blanqueada con óxido de magnesio.
- 9.- *Ctenocystis utahensis* Robison y Sprinkle, 1969. Especimen E 29573. Vista oblicua inferoderecha, destaca el rodete marginal. Réplica en látex, blanqueada con óxido de magnesio.
- 10.- *Ctenocystis utahensis* Robison y Sprinkle, 1969. Especimen E 29573. Vista oblicua fronto inferior. Réplica en látex, blanqueada con óxido de magnesio.



***Ctenocystis utahensis* Robison y Sprinkle, 1969. (II) Microscopía electrónica.**

Paratipo USNM 163553, especímenes acompañantes y otros en USNM Asc. no 311200.

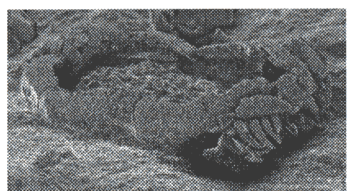
- 1.- *Ctenocystis utahensis* Robison y Sprinkle, 1969. Paratipo, espécimen junto a USNM 163553.
Vista oblicua dors-derecha. A la izquierda de la imagen se encuentra la pirámide sifonal. En el centro algunos osículos del tegumento dorsal se distribuyen sobre el tegumento ventral. Notese la escotadura posterior de la placa SOC. Réplica en latex, SEM, recubrimiento de antimonio-oro.
- 2.- *Ctenocystis utahensis* Robison y Sprinkle, 1969. Paratipo, espécimen junto a USNM 163553.
Vista semi-cenital, el extremo anterior del animal aparece orientado hacia la izquierda. La placa SFD aparece fracturada. Réplica en latex, SEM, recubrimiento de antimonio-oro.
- 3.- *Ctenocystis utahensis* Robison y Sprinkle, 1969. Paratipo USNM 163553. vista frontal del ctenidio y rastrellum. Réplica en latex, SEM, recubrimiento de antimonio-oro.
- 4.- *Ctenocystis utahensis* Robison y Sprinkle, 1969. Paratipo USNM 163553 (ver figura 3) junto a otro espécimen. Réplica en latex, SEM, recubrimiento de antimonio-oro.
- 5.- *Ctenocystis utahensis* Robison y Sprinkle, 1969. Paratipo, espécimen junto a USNM 163553.
vista dorsal cenital de un espécimen. El tegumento dorsal ha desaparecido, tan sólo aparecen algunos osículos sobre la cara interna de las placas IPD y SLD. Se ve la cara dorsal del tegumento ventral, notese la gran separación existente entre los osículos así como su distribución regular al tresbolillo. La placa SFD presenta una escotadura del hidroporo conspicua. En el extremo inferior se ve el sifón. Réplica en latex, SEM, recubrimiento de antimonio-oro.
- 6.- *Ctenocystis utahensis* Robison y Sprinkle, 1969. Paratipo, espécimen junto a USNM 163553.
Cara ventral notese el gran desarrollo de los dientes anteriores de las placas IFD e IFI. Réplica en latex, SEM, recubrimiento de antimonio-oro.
- 7.- *Ctenocystis utahensis* Robison y Sprinkle, 1969. Especimen en USNM Asc. no 311200.
Especimen teratológico con sobrecrecimiento de los dos tercios anteriores de la placa SLD y los dos posteriores de la placa SFD. Destaca la pronunciada escotadura del hidroporo. Comparese estas placas con las existentes en el lado izquierdo del mismo ejemplar y con las de los especímenes de las figuras 1, 2 y 5. Obsérvese también la pequeña placa marginal supernumeraria situada justo encima del sifón. Réplica en latex, SEM, recubrimiento de antimonio-oro.



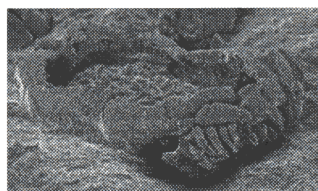
***Ctenocystis utahensis* Robison y Sprinkle, 1969. (III) Microscopía electrónica.**

Paratipos junto a USNM 163253 y otros en USNM Asc. no 311200.

- 1.- *Ctenocystis utahensis* Robison y Sprinkle, 1969. Especimen en en USNM Asc. no 311200. Réplica en latex, SEM, recubrimiento de antimonio-oro.
- 2.- *Ctenocystis utahensis* Robison y Sprinkle, 1969. Paratipo junto a USNM 163553. El tegumento dorsal aparece semiarticulado. Réplica en latex, SEM, recubrimiento de antimonio-oro.
- 3.- *Ctenocystis utahensis* Robison y Sprinkle, 1969. Especimen en en USNM Asc. no 311200, ver figura 1. Réplica en latex, SEM, recubrimiento de antimonio-oro.
- 4.- *Ctenocystis utahensis* Robison y Sprinkle, 1969. Paratipo junto a USNM 163553, ver figura 5. detalle de las articulaciones de las placas ctenidiales con la placa SOD. Réplica en latex, SEM, recubrimiento de antimonio-oro.
- 5.- *Ctenocystis utahensis* Robison y Sprinkle, 1969. Paratipo junto a USNM 163553, ver figura 4. detalle del área dorsal anterior derecha. Placas SOC, SOD y SFD. Réplica en latex, SEM, recubrimiento de antimonio-oro.
- 6.- *Ctenocystis utahensis* Robison y Sprinkle, 1969. Paratipo, espécimen junto a USNM 163553, ver lámina 15, figura 5. Detalle del sifón, observese la forma triangular de los osículos. Réplica en latex, SEM, recubrimiento de antimonio-oro.
- 7.- *Ctenocystis utahensis* Robison y Sprinkle, 1969. Detalle del sifón. Réplica en latex, SEM, recubrimiento de antimonio-oro.
- 8.- *Ctenocystis utahensis* Robison y Sprinkle, 1969. Especimen en en USNM Asc. no 311200. Placa SOC de contorno triangular, ver figura 10. Réplica en latex, SEM, recubrimiento de antimonio-oro.
- 9.- *Ctenocystis utahensis* Robison y Sprinkle, 1969. Especimen en en USNM Asc. no 311200, ver figura 1. Vista posterior de la cavidad corporal. Se ve la abertura esquelética oral. Las apófisis laterales de las placas IFD e IFI apenas se solapan sobre los cuerpos de las placa ICI e ICD. En el ángulo superior derecho se ve la escotadura del hidroporo-gonoporo . Réplica en latex, SEM, recubrimiento de antimonio-oro.
- 10.- *Ctenocystis utahensis* Robison y Sprinkle, 1969. Especimen en en USNM Asc. no 311200. detalle de la superficie dorsal de la placa SOC de la figura 8, la estructura estereomica ha desaparecido por una recristalización de la esparita. Réplica en latex, SEM, recubrimiento de antimonio-oro.
- 11.- *Ctenocystis utahensis* Robison y Sprinkle, 1969. Paratipo, espécimen junto a USNM 163553, ver lámina 15, figura 2. La placa SFD aparece fracturada Réplica en latex, SEM, recubrimiento de antimonio-oro.

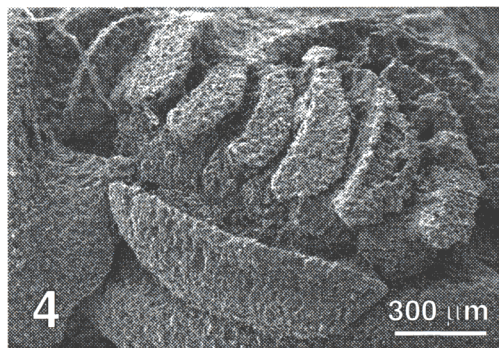


1



2

1 mm



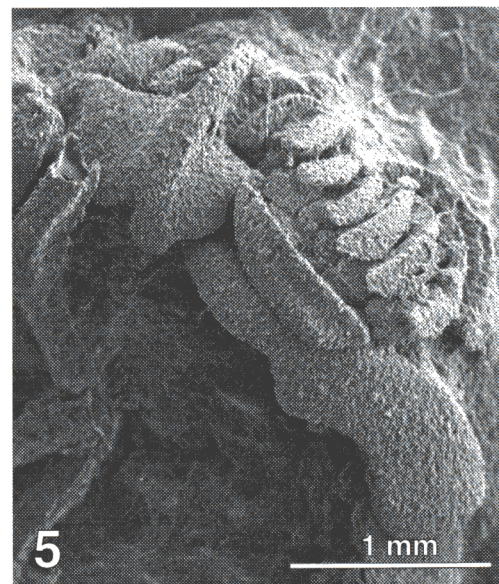
4

300 μ m



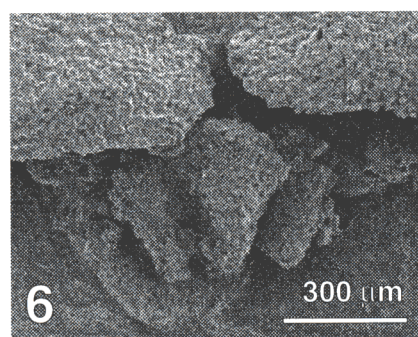
3

1 mm



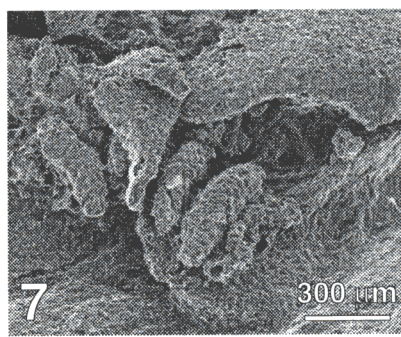
5

1 mm



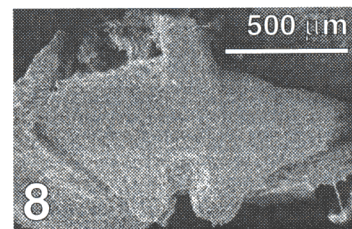
6

300 μ m



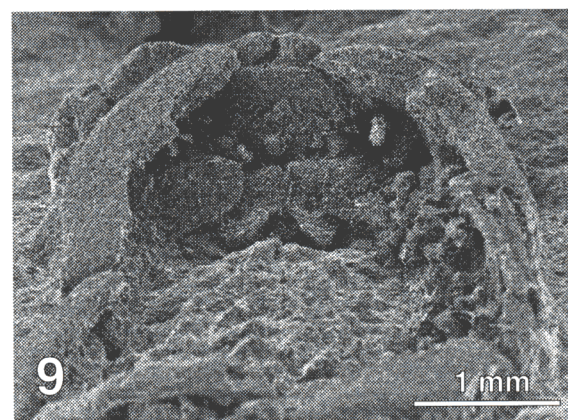
7

300 μ m



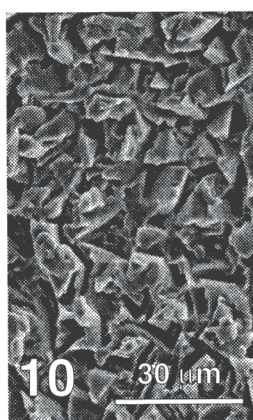
8

500 μ m



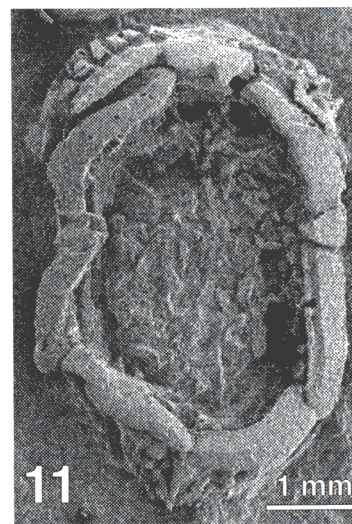
9

1 mm



10

30 μ m



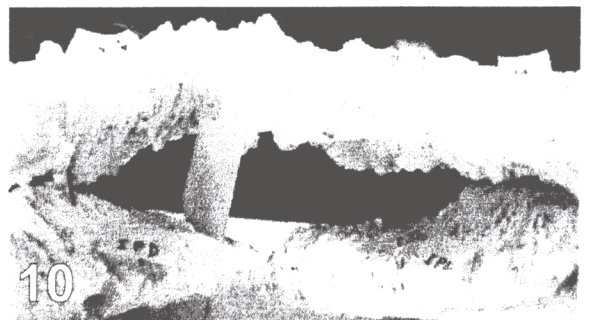
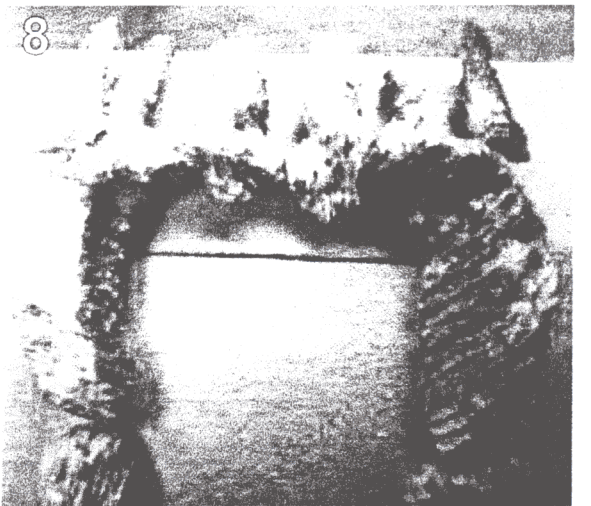
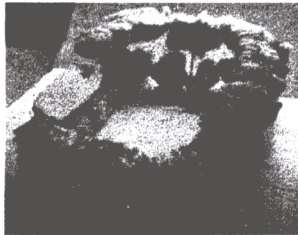
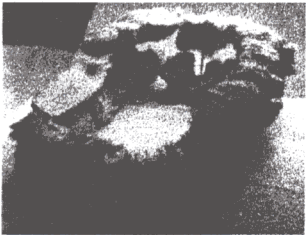
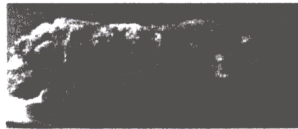
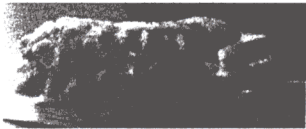
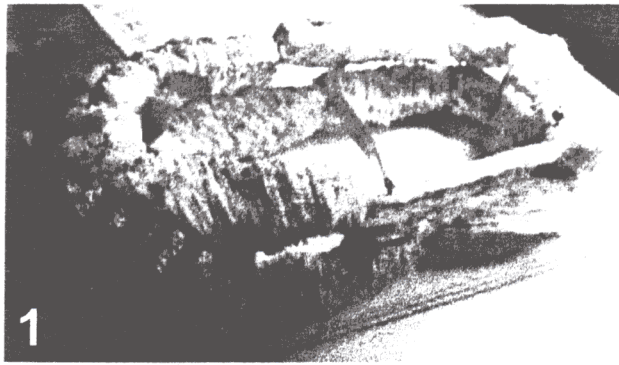
11

1 mm

***Ctenocystis utahensis* Robison y Sprinkle, 1969. (IV) Modelo en estico.**

E 29573

- 1.- *Ctenocystis utahensis* Robison y Sprinkle, 1969. Modelo en estico (polietileno expandido) construido a escala $\times 100$ por Lewis de The Natural History Museum, por pulimiento progresivo de un espécimen en esparita, las diferentes secciones fueron dibujadas y posteriormente recortadas en una lámina de estico, las diferentes secciones fueron pegadas entre sí para formar réplicas a escala de los diferentes osículos a una escala manejable. Los diferentes osículos fueron finalmente ensamblados por el autor para su estudio. Especimen de la muestra E 29573. Vista oblicua izquierdo-anterior. Las bandas de cartulina amarilla situadas en el centro de la imagen indican la posición del septo interno que dividía la cavidad corporal general en dos cámaras. Notese la posición adelantada de este septo en esta especie.
- 2.- *Ctenocystis utahensis* Robison y Sprinkle, 1969. Especimen de la muestra E 29573. Vista oblicua antero-izquierda. En el ángulo superior izquierdo de la imagen aparece la separata original de ROBISON y SPRINKLE 1969 que sirve de escala al modelo.
- 3.- *Ctenocystis utahensis* Robison y Sprinkle, 1969. Especimen de la muestra E 29573. Par estereoscópico, vista fronto-izquierda del ctenidio.
- 4.- *Ctenocystis utahensis* Robison y Sprinkle, 1969. Especimen de la muestra E 29573. Par estereoscópico, vista postero-derecha.
- 5.- *Ctenocystis utahensis* Robison y Sprinkle, 1969. Especimen de la muestra E 29573. Par estereoscópico, vista frontal del rastrellum.
- 6.- *Ctenocystis utahensis* Robison y Sprinkle, 1969. Especimen de la muestra E 29573. Vista oblicuapostero-derecha (ver figura 4), se aprecia el canal lateral derecho y en la porción posterior de la placa IFI la inserción del septo interno.
- 7.- *Ctenocystis utahensis* Robison y Sprinkle, 1969. Especimen de la muestra E 29573. Vista frontal del rastrellum (ver figura 5) y placas ctenidiales externas. Observese las apófisis transversales de las placas IFI e IFD que son muy pequeñas y apenas se superponen a los cuerpos de las placas ICI e ICD.
- 8.- *Ctenocystis utahensis* Robison y Sprinkle, 1969. Especimen de la muestra E 29573. Vistacenital del rastrellum y placas ctenidiales externas que muestran su articulación sobre las apófisis dorsales de las placas IFI e IFD.
- 9.- *Ctenocystis utahensis* Robison y Sprinkle, 1969. Especimen de la muestra E 29573. Vista frontal del foramen sifonal situado entre las placas SPD, SPI (ambas arriba y de derecha a izquierda), IPD e IPI (las dos de abajo), la banda de cartulina indica la posición de la cresta de inserción del tegumento perisifonal.



distribuyen de forma irregular por toda la superficie supracentral.

La pirámide anal está formada por 10-12 osículos casi cilíndricos y de extremo redondeado, la base es algo ensanchada.

Comentarios: La abundancia de ejemplares recolectados y la excelente conservación de los mismos hace de *Ctenocystis utahensis* Robison y Sprinkle, 1969 la especie mejor conocida. Por otro lado, ésta fue la primera especie descrita de este grupo y, debido a las grandes diferencias estructurales encontradas, ROBISON y SPRINKLE 1969 propusieron, acertadamente, la creación de la nueva Clase Ctenocystoidea. El hecho de que *Ctenocystis utahensis* Robison y Sprinkle, 1969 sea la especie mejor conocida, reviste especial importancia ya que ha sido un taxon de obligada comparación según se han ido describiendo las sucesivas especies que paulatinamente han sido encontradas y descritas, llegando incluso a compararse éstas casi exclusivamente con *Ctenocystis utahensis* Robison y Sprinkle, 1969. Si bien es cierto que tanto *Ctenocystis jagoi*, Jell, Burret y Banks, 1985, como *Etoctenocystis bohemia* Fatka y Kordule, 1985 -las dos primeras especies descritas de Ctenocystoides despues de *Ctenocystis utahensis* Robison y Sprinkle, 1969- en el momento de su descripción tan sólo pudieron compararse con *Ctenocystis utahensis* Robison y Sprinkle, 1969, las siguientes especies de Ctenocystoida descritas -*Ctenocystis colodon* Ubaghs y Robison, 1988 y *Ctenocystis smithi* Ubaghs, 1987 fueron comparadas fundamentalmente con *Ctenocystis utahensis* Robison y Sprinkle, 1969.

Ctenocystis colodon Ubaghs y Robison, 1988

- * 1988: *Ctenocystis colodon* Ubaghs y Robison, 1988: Homalozoan echinoderms of the Wheeler Formation (Middle Cambrian) of western Utah. The University of Kansas Paleontological Contributions, 120. p. 4; fig. 1.1, 1.2, 1.3, 2.1 y 2.2
- 1995: *Ctenocystis colodon* Ubaghs y Robison, 1988; Dzik y Orłowski, Primitive ctenocystoid echinoderm from the earliest middle cambrian of Poland. *Annales de Paléontologie (Vert.-Invert.)*, 81 (1): p. 29.

Diagnosis: *Ctenocystis* con el hombro de las placas IFI e IFD amplio, transversal y con pequeñas escotaduras de contorno redondeado en las que se alojan las placas del ctenidio más externas. Placas SOD y SOC pequeñas y subtriangulares. Rostro corto y romo. Placas SFI y SFD con una marcada depresión transversal paralela al borde anterior de estas placas (enmendada).

[Nota: la diagnosis original basicamente hacia referencia a la corta longitud del diente anterior de las placas IFI e IFD pero este caracter no permite la distinción precisa de esta especie con otras.]

Holotipo: USNM 423874 (UBAGHS y ROBISON, 1988, fig. 1.3; 2.1); depositado en el U. S. National Museum of Natural History (Smithsonian Institution), Washington, D.C. (EE.UU.).

Paratipos: USNM-432872, USNM-432873 y USNM 432875 a-j (número colectivo).

Notas nomenclaturales: Si bien los paratipos no fueron designados originalmente. El I. C. Z. N. 1985 (Artículo 72 a i y iii, Recomendación 73D), hace implícita la designación de todos los ejemplares de la serie tipo, a excepción del holotipo, como paratipos y como tales figuran en las colecciones de Smithsonian Institution.

Ejemplares estudiados: se han estudiado la totalidad de los ejemplares conocidos, todos ellos depositados en las colecciones del U. S. National Museum of Natural History en Washington, D.C. Estos ejemplares fueron los estudiados UBAGHS y ROBISON, 1988 (serie tipo), todos ellos proceden de la

misma localidad y nivel estratigráfico (UBAGHS y ROBISON, 1988, pag. 4) y son USNM-432872 (UBAGHS y ROBISON, 1988, fig. 1.1), USNM-432873 (UBAGHS y ROBISON, 1988, fig.1.2), USNM-432874 (UBAGHS y ROBISON, 1988, fig. 1.3) y USNM 432875 a-j (número colectivo).

La mayor parte de los ejemplares (USNM 432875 a-j) no fueron preparados y permanecen cubiertos por una pátina de sedimentos que no permite un estudio en detalle aunque si se aprecia claramente la distribución general de los osículos. El holotipo USNM-432874 y el ejemplar USNM-432873 permanecen con relleno espático y, aparentemente, fueron preparados por desbaste mediante chorro de arena, lo que si bien realzó los osículos conservados del fósil les hizo perder detalles microestructurales. El ejemplar USNM-432872 fué preparado mediante disolución de los rellenos calcíticos, se obtuvo así un molde natural a partir del cual se han ido obteniendo réplicas en latex. UBAGHS y ROBISON, 1988, fig. 1.1) figuraron una réplica en latex de este ejemplar; recientemente (noviembre 1998) hemos observado nuevas réplicas en latex mediante S.E.M. y ha revelado una excelente conservación microestructural. Los ejemplares espatizados fueron observados y fotografiados mediante lupa binocular, tanto sumergidos en agua como en seco.

Estrato tipo: Cámbrico Medio, con asociaciones típicas de Agnostidos de la parte superior de la Zona-intervalo *Ptychagnostus atavus* de la parte media del Cámbrico Medio (ROBISON 1984) cinco metros por debajo del nivel superior parte superior de la Formación Wheeler (UBAGHS y ROBISON 1988, p. 3-4).

Localidad tipo: una rampa orientada al norte en SW NE sec.20, T. 15 S, R.10 W. (Drum Mts. Well quadrangle (mapa topográfico de 7.5 minutos del U. S. Geological Survey U. S.); Drum Mountains en el Oeste del area central de Utah, EE. UU. (UBAGHS y ROBISON, 1988, p. 4).

Notas nomenclaturales: la forma general de *Ct. colodon* es muy similar a la que presenta *Ct. utahensis*, por lo que UBAGHS y ROBISON, 1988 se limitaron a describir las diferencias que encuentran con esta especie, sin establecer las

diferencias y similitudes con otras especies previamente descritas (*Ct. smithi* UBAGHS 1987, *E. bohémica* FATKA y KORDULE 1985 y *Ct. jagoi* JELL, BURRET y BANKS, 1985). Entre las diferencias que estos autores destacan la diferente estructura de los osículos IFI e IFD. El diente o proceso anterior de estos osículos es mucho menor y presenta un hombro exterior con un ángulo exterior recto, teniendo el osículo un aspecto más robusto en *Ct. colodon* que en *Ct. utahensis*. En el borde anterior de estos dos osículos se encuentra dos escotaduras poco profundas que parecen actuar como hombros de las placas ctenoidales más próximas al rastrellum. El cuerpo de la placa SOC es mas corto que en *Ct. utahensis*. Adicionalmente, y al igual que *Ct. utahensis* carecen de procesos posteriores (lengüetas) en las placas ICI e ICD.

Descripción: *Ct. colodon* presenta la forma general de los representantes del tipo morfológico Dizonida, especialmente manifiesto en la cara ventral del animal. Es una especie de talla media de unos 3-6 mm de longitud. En la descripción que sigue se indicaran salvo caso en contrario las medidas sobre el USNM- 423874 (Holotipo) para la cara inferior y del ejemplar USNM-423872 para la cara superior.

En la cara inferior del animal, el rodete no presenta unos límites bien definidos ya que ocupa la totalidad de la anchura del marco marginal inferior, apreciándose en su borde posterior unas depresiones paraxiales en las placas IPD e ILI que definen su límite.

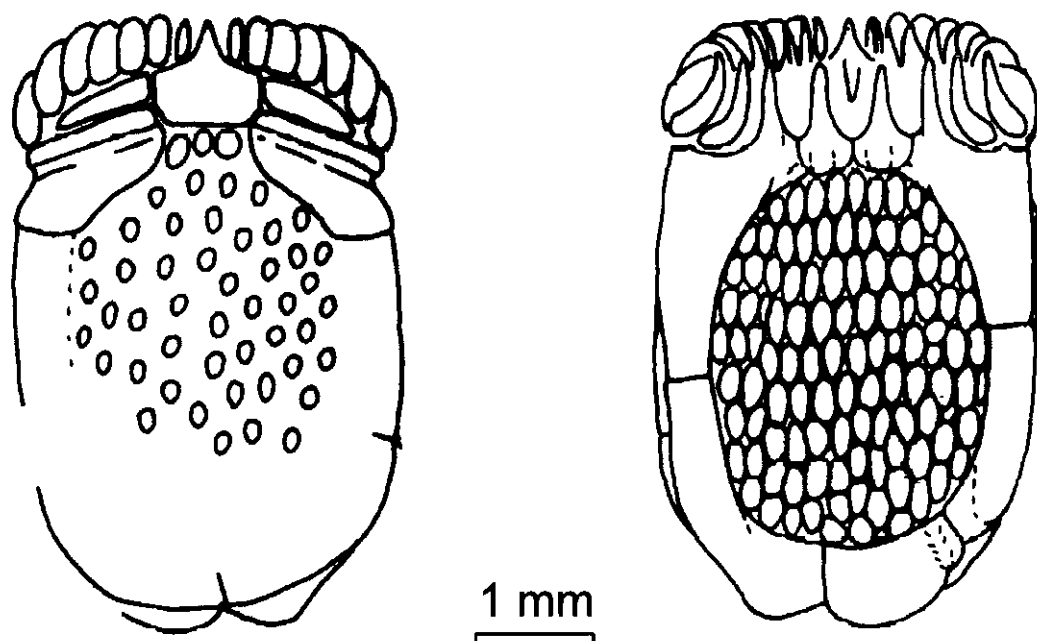
Las placas medias del *rastrellum* (ICI e ICD) tienen un cuerpo corto (long. 600 μ m) y ancho (tranv. 650 μ m) convexo y de contorno bien redondeado, especialmente en su borde posterior. las lengüetas posteriores de estas placas son residuales, tan anchas como el cuerpo de la placa, muy cortas (<80 μ m), con el borde posterior redondeado e inclinadas hacia el dorso del animal. El diente anterior se encuentra es largo (850 μ m) y estrecho (300 μ m), en la placa ICD del ejemplar USNM-423872 se aprecia una clara zona deprimida que le daría al diente la característica sección en "V" invertida.

Las placas laterales del *rastrellum* son grandes, la rama longitudinal de

la placa IFI mide 2,3 mm desde el hombro hasta la articulación IFD-IPI, la correspondiente a la placa IFD es notablemente mas corta (1,8 mm). En ambas placas la anchura (transv.) es similar (450-500 μ m en las porciones posteriores). La característica más destacable de estas placas es el gran hombro que poseen, se trata de un hombro muy largo (750-800 μ m) que acoge a las dos últimas placas ctenoidales y tiene una orientación subperpendicular al eje principal del animal. Se trata esta de una clara autapomorfía y como tal queda reflejada en la diagnosis de la especie. Otra característica distintiva de estos dos osículos es la orientación de las articulaciones IFI-ICI e IFD-ICD que es oblicua (unos 45° con respecto al eje principal). La disposición de esta articulación es debida al adelantamiento relativo de los osículos ICI e ICD, así el borde frontal interno del cuerpo de las placas IFI- IFD virtualmente ha desaparecido y este espacio es ocupado por los cuerpos de los osículos ICI-ICD, que como hemos dicho anteriormente, son relativamente anchos. Con respecto al extremo posterior de las articulaciones IFD-ICD y IFI-ICI debemos destacar que se sitúan a la altura (transv.) de la línea media de los osículos ICI e ICD. Finalmente, el diente anterior de estas placas es largo (1 mm) y estrecho (200 μ m) y tienen una orientación perpendicular al hombro, la transición hacia el hombro es progresiva pero hacia el borde frontal interno es abrupta debido a la escasa longitud (transv.) de este.

La placa IPD es relativamente larga (long. 2,8 mm) con una rama longitudinal larga (2,7 mm en su borde interno) y con una transición suave hacia la rama transversal. En el extremo posterior de la rama longitudinal se aprecia el límite del rodete marginal que se atenúa progresivamente. La rama transversal se sitúa al mismo nivel que el tegumento infracentral. La transición entre la rama transversal y longitudinal se encuentra bien marcada en el extremo anterior, suavizandose progresivamente hacia posiciones posteriores.

La placa ILI es similar en aspecto a la parte posterior del cuerpo de la placa IPI, de hecho es una continuidad estructural de esta. La placa ILI es larga (2,2 mm) y estrecha (550 μ m). La articulación con la placa IPI es peculiar y distintiva entre los Ctenocystida ya que si bien es similar a la articulación



existente en otros Ctenocystoidae tiene un aspecto que recuerda, en un primer golpe de vista, a la articulación IPI-ILI de *Pembrocystis*. En la placa ILI de *Ct. colodon* encontramos una evidente rama longitudinal coincidente con el final del rodete marginal, el límite posterior de este rodete es brusco, bien definido y destaca con respecto a la rama transversal que es deprimida en norma ventral ya que se sitúa al mismo nivel que el tegumento ventral. En vista ventral, la articulación IPI-ILI es aparentemente subtransversal al eje principal del animal y, en cualquier caso, perpendicular al borde marginal en este punto. Al cambiar el punto de vista, y observándolo lateralmente observamos con claridad como esta articulación es oblicua con respecto a la horizontal, situándose la faceta articular de la placa IPI por encima de la faceta articular de la placa ILI como es característico de los Ctenocystidae y no de los Pembrocystidae.

La placa IPI es pequeña, del mismo tamaño que la rama transversal de la placa IPD, es globosa y presenta una marcada depresión concava subparalela a la articulación IPI-ILI; por otra parte, el borde articular de esta placa con la placa IPD es deprimido pero convexo. En el Holotipo el borde posterior de esta placa es redondeado, lobuloso, pero en el ejemplar USNM-

423873 este lóbulo forma una espina posterior bien definida corta, roma y ancha. En el ejemplar USNM-423872-2 se aprecia un lóbulo posterior bien redondeado.

El extremo anterior del animal se encuentra bien conservado en el ejemplar USNM-423872 y regularmente conservado en un ejemplar que se encuentra en la misma muestra USNM-423872-2. La placa SOC es de tamaño medio y aspecto rechoncho. El rostro es corto (280 μm), ancho (200 μm en su base) y moderadamente robusto; en la mitad anterior presenta un surco o depresión longitudinal media poco acentuada de un tercio de la anchura del rostro en este punto. El ápice del rostro es moderadamente romo. El cuerpo de la placa SOC tiene un contorno poligonal y un espesor en el borde posterior de 240 μm . El borde posterior es rectilíneo y mide 500 μm (transv.), las articulaciones con las placas SOD y SOI son igualmente rectilíneas pero con una orientación longitudinal y miden 200 μm ; en este punto se encuentra la máxima anchura del osículo es de 420 μm . Por detrás de esta articulación se encuentra la articulación con las placas SFD y SFI que es igualmente rectilínea, pero oblicua (70°) y mide 300 μm . El contorno posterior de este osículo recuerda parcialmente al de *Gilcidia* gen. nov. pero en esta especie el contorno es curvo, mientras que en *Ct. colodon* es poligonal. El borde anterior del cuerpo de la placa SOC es oblicuo (80°) y mide 250 μm . En él se articula la primera placa ctenidial y gran parte de la segunda.

Las placas SOD y SOI son pequeñas, de aspecto triangular con el borde anterior moderadamente curvo y el posterior rectilíneo; esta placa adapta su contorno a margen lateral de la placa SOC. Sobre ella se articulan directamente cuatro placas del ctenidio (3ª a 6ª), también se articula parcialmente la 2ª.

Las placas SFD y SFI son muy características ya que son las únicas entre todos los Ctenocystoideos que presentan un surco anterior paralelo al borde anterior de esta placa. Esta depresión tiene una anchura equivalente a un tercio de la anchura total de la placa (long.) y un borde anterior neto y agudo, sin embargo, el borde posterior es difuso, especialmente en las

porciones medias del animal. Estas placas tienen una rama longitudinal residual, apenas insinuada. La placa SFD presenta la escotadura del hidroporo-gonoporo bien marcada, esta es larga, poco profunda y los márgenes son poco netos.

Las placas SLI y SLD apenas son observables; aparentemente tienen una longitud equivalente a un tercio de la longitud total del animal. Otras placas del marco marginal superior sólo son parcialmente observadas en el ejemplar USNM-423872. En este ejemplar se aprecia igualmente algunos de los osículos de la pirámide anal que tiene una anchura en su base de 800 μm .

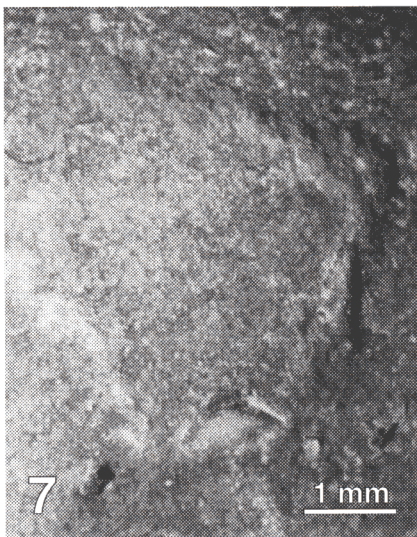
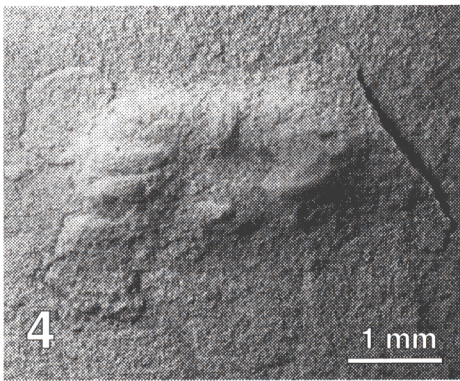
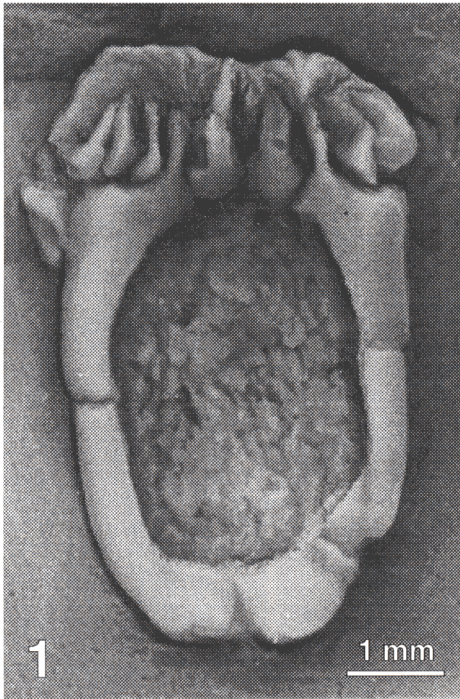
Las placas del ctenidio permanecen agrupadas en todos los ejemplares en los que aparecen, por este motivo no podemos decir nada acerca de su forma general. Por lo que se ve en la serie izquierda del ejemplar USNM-423872 la quinta placa dobla en proporciones a la primera y las tres primeras muestran un rango de tamaños similar; igualmente el grado de torsión aumenta gradualmente hacia los márgenes. En las placas 5ª, 6ª y 7ª se aprecia la estructura de la base de estas placas que presentan la rama articular superior reducida a un simple resalte que aparece por debajo del borde marginal de la placa. La rama inferior se sitúa a una profundidad equivalente al ancho de la placa en la base. El número de placas ctenidiales parece ser de 9, de las cuales las dos más externas se alojan en el hombro de las placas IFI e IFD.

Respecto a la cavidad corporal podemos decir muy poco; en el ejemplar USNM-423872-2 se aprecia en parte, si bien la deficiente conservación de este espécimen no permite su estudio en detalle. Destaca en este espécimen la cara superior de la placa IFI en la que se aprecia la articulación con las placas SFI y SLI y que forma el borde superior de esta placa. Esta articulación es rectilínea y termina anteriormente en la apófisis ascendente que rebasa en unos 80 μm la proyección del hombro. Este borde articular entre el marco inferior y el superior continúa siendo rectilínea hasta el extremo posterior de la placa IPI donde se curva ligeramente. En la cara interna de la placa IPI, cerca de su extremo anterior se aprecia un engrosamiento en forma de cresta muy tenue similar al observado en el modelo de poliestireno de *Ct. utahensis*. A la

***Ctenocystis colodon* Ubaghs y Robison 1988. (I) Microscopía óptica**

Serie tipo USNM 423873, USNM 423874, USNM 423875b, c, d y f

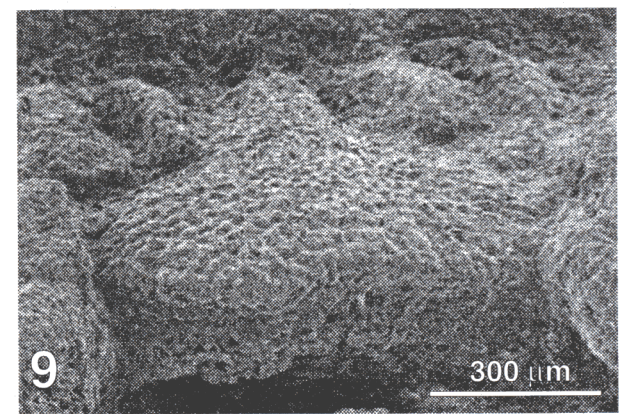
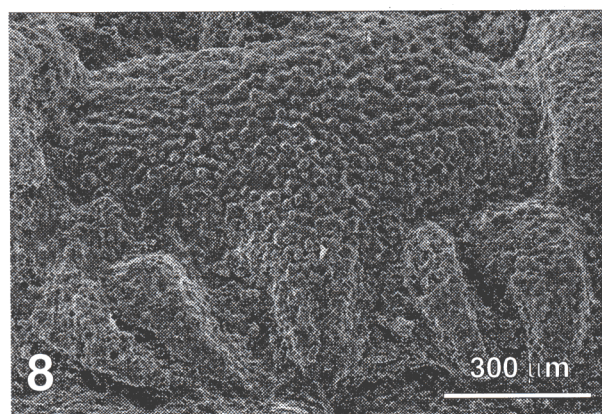
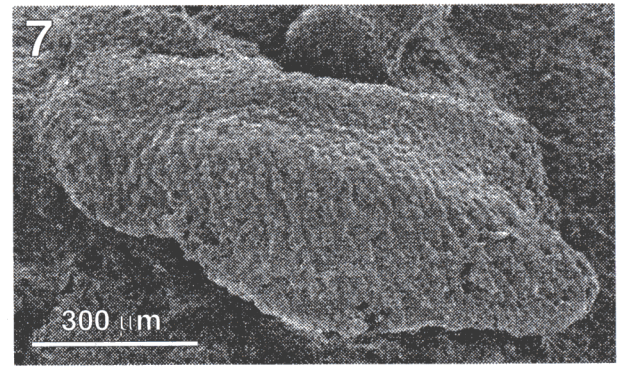
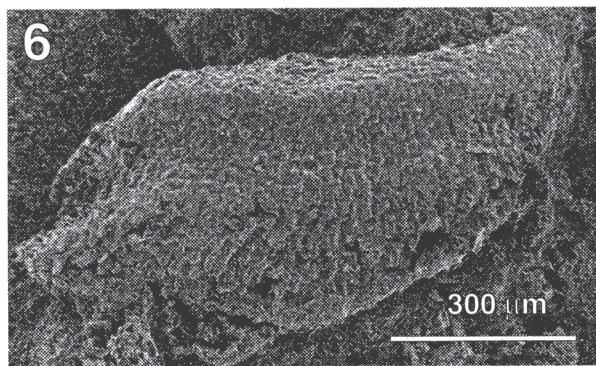
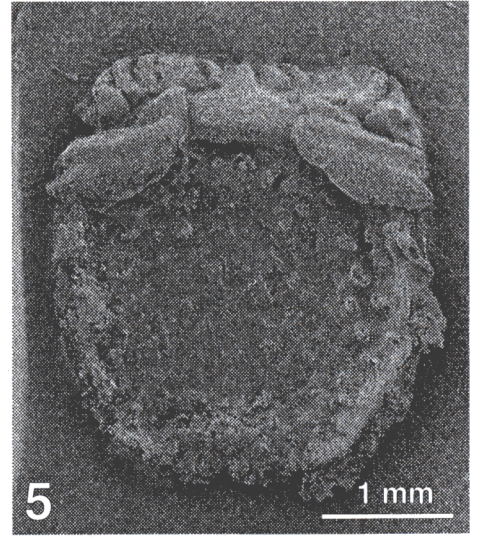
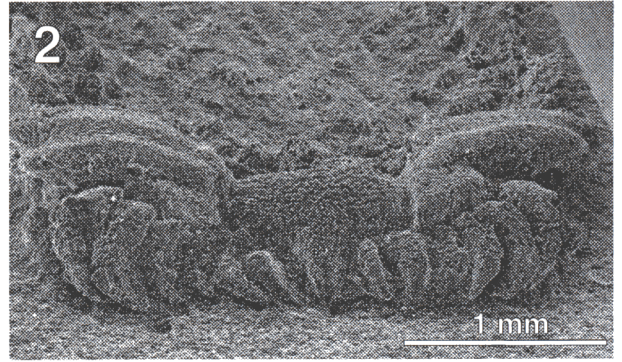
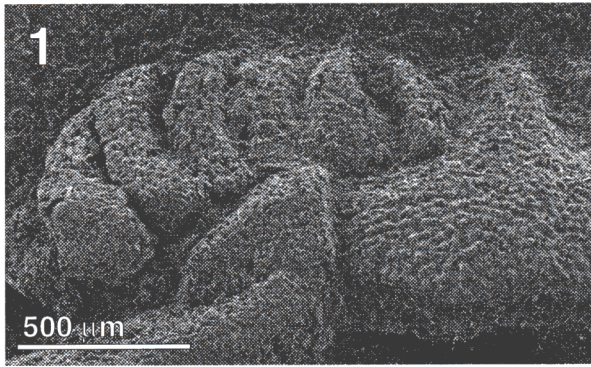
- 1.- *Ctenocystis colodon* Ubaghs y Robison 1988. Holotipo, especimen USNM 423874. Vista general de la cara ventral. Molde natural espatizado, Blanqueado con cloruro amónico. Este especimen es el de mayor talla conocida para esta especie; presenta el borde posterior de las placas IPI e IPD redondeado, sin espinas. Réplica natural en esparita, Blanqueado con cloruro amónico.
- 2.- *Ctenocystis colodon* Ubaghs y Robison 1988. Holotipo, especimen USNM 423874. Detalle de la placa IFD, en el hombro (borde superior transversal) aparecen dos escotaduras conspicuas que alojan a las dos últimas placas ctenidiales de la serie derecha. Réplica natural en esparita, Blanqueado con cloruro amónico.
- 3.- *Ctenocystis colodon* Ubaghs y Robison 1988. Paratipo, especimen USNM 423873. Vista general de la cara ventral. En este espécimen se aprecia una espina roma en el borde posterior de la placa IPI. Réplica natural en esparita, Blanqueado con cloruro amónico.
- 4.- *Ctenocystis colodon* Ubaghs y Robison 1988. Paratipo, especimen USNM 423875b. Vista general. Se aprecia claramente el ctenidio y el hombro de la placa IPD. Réplica natural en esparita recubierto por una capa de lutita. Blanqueado con cloruro amónico. Especimen sin preparar, luz rasante desde el ángulo superior izquierdo.
- 5.- *Ctenocystis colodon* Ubaghs y Robison 1988. Paratipo, especimen USNM 423875c. Vista general de la cara ventral. Réplica natural en esparita, recubierto por una capa de lutita. En este ejemplar se aprecia claramente la forma general de las placas del marco ventral, las lengüetas reducidas de las placas ICI e ICD y el borde posterior de la placa IPI que presenta una expansión roma subtriangular. Especimen sin preparar, luz rasante desde el ángulo superior derecho.
- 6.- *Ctenocystis colodon* Ubaghs y Robison 1988. Paratipo, especimen USNM 423875c, molde natural del especimen de la figura anterior. Vista general. Especimen sin preparar, luz rasante desde el ángulo superior derecho.
- 7.- *Ctenocystis colodon* Ubaghs y Robison 1988. Paratipo, especimen USNM 423875d. Vista general dorsal, se aprecia el contorno general del cuerpo, especialmente el margen derecho. En el ángulo superior derecho se aprecia el borde de las placas ctenidiales y detrás de ellas la placa SOD. Réplica en esparita, recubierto por una capa de lutita. Especimen sin preparar, luz rasante desde el ángulo superior izquierdo.
- 8.- *Ctenocystis colodon* Ubaghs y Robison 1988. Paratipo, especimen USNM 423875e. Réplica en esparita, recubierto por una capa de lutita. Vista general dorsal, se aprecia el contorno general del cuerpo. Especimen sin preparar, luz rasante desde el ángulo superior derecho.
- 9.- *Ctenocystis colodon* Ubaghs y Robison 1988. Paratipo, especimen USNM 423875f. Molde natural de la cara ventral. Vista general ventral, se aprecia el contorno general del cuerpo; en el borde superior de la silueta se aprecia el rastrellum y se insinúa el ctenidio. Especimen sin preparar luz rasante desde el ángulo superior derecho.



***Ctenocystis colodon* Ubaghs y Robison 1988. (II) Microscopía electrónica**

Paratipos USNM 432872, USNM 432875a.

- 1.- *Ctenocystis colodon* Ubaghs y Robison 1988. Paratipo espécimen USNM 432872. Detalle de la serie izquierda del ctenidio. Replica en latex, SEM, recubrimiento de antimonio-oro.
- 2.- *Ctenocystis colodon* Ubaghs y Robison 1988. Paratipo espécimen USNM 432872. Replica en latex, SEM, recubrimiento de antimonio-oro. Vista frontal.
- 3.- *Ctenocystis colodon* Ubaghs y Robison 1988. Paratipo espécimen USNM 432875a. Detalle de la cara superior de la placa IFI. Replica en latex, SEM, recubrimiento de antimonio-oro.
- 4.- *Ctenocystis colodon* Ubaghs y Robison 1988. Paratipo espécimen USNM 432875a. Replica en latex, SEM, recubrimiento de antimonio-oro. Vista general de la cara superior. Este espécimen se encuentra en la misma muestra que USNM 432872, también figurado en esta lámina.
- 5.- *Ctenocystis colodon* Ubaghs y Robison 1988. Paratipo espécimen USNM 432872. Detalle de la placa SFI. Replica en latex, SEM, recubrimiento de antimonio-oro.
- 6.- *Ctenocystis colodon* Ubaghs y Robison 1988. Paratipo espécimen USNM 432872. Detalle de la placa SFD. Replica en latex, SEM, recubrimiento de antimonio-oro.
- 5.- *Ctenocystis colodon* Ubaghs y Robison 1988. Paratipo espécimen USNM 432872. Vista oblicuo-frontal de la placa SOC y las dos primeras placas ctenidiales de cada serie. Replica en latex, SEM, recubrimiento de antimonio-oro.
- 7.- *Ctenocystis colodon* Ubaghs y Robison 1988. Paratipo espécimen USNM 432872. Vista posterior de la placa SOC, donde se aprecia el espesor que tiene el área de inserción del tegumento dorsal. Replica en latex, SEM, recubrimiento de antimonio-oro.



derecha de la apófisis ascendente de la placa IFI se aprecia parte del lóbulo que cubre interiormente a la placa ICI, este lóbulo es globoso con una anchura de al menos 370 μm (transv.) y una longitud máxima de 180 μm . La parte superior de este lóbulo forma el suelo de la boca. En este espécimen, la anchura del cuerpo de la placa IFI es de 450 μm y tiene una longitud de 1,3 mm. Comparándolo con el holotipo podemos estimar una anchura total de unos 3 mm, en este caso la anchura estimada de la boca sería de 2,2 mm, con una altura de unos 150 μm en los márgenes.

Similitudes y diferencias

Las similitudes y diferencias existentes entre los diferentes taxones de la Clase Ctenocystoidea son expresadas en las tablas adjuntas a este epígrafe. Las tablas presentan un resumen sintético de los caracteres más notables y, junto a las claves de identificación de Ctenocystoideos ofrecidas previamente al principio de este capítulo, representan una herramienta de trabajo que facilitará sin duda la identificación de restos fósiles. Adicionalmente, estos caracteres tabulados constituyen el núcleo del análisis filogenético que se expone en el siguiente capítulo.

Similitudes y diferencias externas

Los Ctenocystoideos se diferencian claramente del resto de los carpoideos (Cornuta, Mitrata, Soluta y Cincta) en numerosos caracteres, de los cuales, el que quizá resulte más evidente sea la ausencia de cola, y por lo tanto de capacidad locomotora por tracción-empuje. La ausencia de hendiduras branquiales externas, el aspecto bilateral del animal y la posición del ano en la línea media del animal en el extremo posterior del cuerpo han sugerido la propulsión a chorro (ROBISON y SPRINKLE 1969) como un modo de locomoción único entre los carpoideos. Pero la característica que resulta ser más distintiva de este grupo es el Ctenidio, estructura que da nombre al grupo y que en nuestra opinión es homóloga a las placas del labro de Cincta, Edrioasteroideos y a las placas coberteras del brazo de los Soluta. Esta estructura se desarrolla en el extremo anterior del animal con un alto grado de bilateralidad, extendiéndose esta simetría hacia porciones posteriores, a diferencia de otros carpoideos que no presentan signos de simetría bilateral o si la poseen ésta se presenta en su extremo posterior.

Similitudes y diferencias entre Ordenes

Las características más evidentes de cada Orden ya fueron tratadas en

el capítulo sobre anatomía, así como en la descripción de la Clase Ctenocystoidea y han sido sintetizadas en la tabla adjunta

El Orden Azonida está representado por una especie (*Conollia staffordi*) y es el único Ctenocystoideo que carece de un marco de placas marginales diferenciadas. Otros detalles de su cuerpo tales como la forma, disposición y estructura del ctenidio, la semejanza entre las placas del rastrellum y las ctenidiales, la placa SOC con el cuerpo residual y el rostro hiperdesarrollado, la sección corporal redondeada y la presencia de procesos espiniformes que recubren la totalidad del cuerpo hacen de *Conollia* un Ctenocystoideo con características propias bien distintivas. *Conollia* se diferencia de las formas del Orden Dizonida (géneros *Gilcidia*, *Pembrocystis*, *Etectenocystis* y *Ctenocystis*) y del Orden Monozonida (género *Courtessolea*) en la ausencia de marco marginal bien diferenciado. Las diferencias entre los Ordenes Azonida y Pleurozonida (con una única especie, *Jugoszovia archaeocyathoides*) son igualmente manifiestas. *Jugoszovia* posee un sistema marginal reducido pero bien diferenciado mientras que *Conollia* carece de sistema marginal. Finalmente, el ctenidio de *Jugoszovia* es similar al que presentan los Ctenocystitida y *Courtessolea* y bien diferente del que presenta *Conollia*. Entre los caracteres compartidos entre Azonida y Pleurozonida encontramos que en ambas formas el tegumento está formado por placas planas, delgadas, poligonales y de tamaño relativamente grande que se articulan directamente entre ellas sin dejar espacios. Si bien *Conollia* posee unas placas tegumentarias con expansiones espiniformes de las que carece *Jugoszovia*. Como conclusión a las similitudes y diferencias de los Azonida cabe destacar que estos son los Ctenocystoideos con un aspecto general más distintivo, tanto en los caracteres del ctenidio como del cuerpo.

El Orden Monozónida se encuentra igualmente representado por una única especie (*Courtessolea moncereti*) y se diferencia claramente del resto de los Ctenocystoideos por la presencia de un marco único de placas marginales homólogo al inferior de los Ordenes Pleurozónida y Dizónida. El cuerpo de *Courtessolea* es muy deprimido, mucho más que el cuerpo de los Pleurozónida

y Dizónida. El rastrellum, al igual que en Pleurozónida no entra en contacto con los márgenes del cuerpo y tiene forma triangular, pero a diferencia del rastrellum de Pleurozónida, el vertice se encuentra dirigido hacia atrás y la base se encuentra en el ctenidio. Otras similitudes con Pleurozónida y diferencias con Dizonida son la forma general del ctenidio que es oval o reniforme, la última placa ctenidial es indiferenciada, las placas del ctenidio se insertan en el dorso, lateral y zona ventral del cuerpo y el área exhalante del Ctenidio es perimetral. Sin embargo, las placas ctenidiales ventrales de Monozonida son de forma diferente a las dorsales mientras que en Pleurozónida son todas semejantes. La placa SOC es similar a las de Pleurozonida y Dizonida, muy diferente de la placa SOC de Dizonida. Las placas del tegumento dorsal de Monozónida se asemejan a las de Dizónida en su pequeño tamaño y contorno oval, diferenciándose claramente de las de Azonida y Pleurozonida que son planas, poligonales y amplias. Este tegumento, en las porciones posteriores contiene el periprocto como en Azonida.

El orden Pleurozónida se caracteriza por el pequeño tamaño de los osículos marginales, en estos organismos el marco marginal es una estructura compleja formada por tres bandas o niveles de osículos. El nivel inferior está formado por osículos de tamaño mediano, de contorno oval o reniforme; la banda intermedia está compuesta por osículos aciculares muy finos dispuestos en sentido oblicuo y finalmente la banda superior está formada por una serie de osículos ovales de tamaño pequeño. Entendemos la banda inferior homologa al marco inferior de Dizonida y Monozonida y la banda superior homologa al marco superior de Dizonida. Tanto Monozonida como Dizonida se diferencian de Pleurozónida en el gran tamaño y forma diferenciada de los osículos marginales. Monozónida y Pleurozónida tienen un ctenidio similar en forma y proporciones muy diferentes del que presentan Azonida y Dizonida. El rastrellum en Pleurozonida, a diferencia del resto de los Ctenocystoideos, tiene contorno general triangular con el vertice dirigido hacia delante, los cuatro osículos son similares en forma y proporciones.

El Orden Dizónida se caracteriza por presentar dos marcos superpuestos de grandes osículos marginales de forma y disposición precisas salvo en las porciones posteriores del marco superior, esta característica los diferencia claramente del resto de los ctenocystoideos. Adicionalmente existen otros caracteres diferenciadores como la sección en T de las placas marginales, la inserción de las placas del ctenidio en las porciones lateral y dorsal del cuerpo, la integración del rastrellum en el marco marginal del que forma la mitad anterior del marco inferior, las áreas exhalantes laterales, la presencia de amplios tegumentos dorsal y ventral formados por osículos pequeños, que dejan grandes espacios de tejido blando entre ellos. La presencia de dos marcos marginales los asemeja con Pleurozonida y la forma precisa y el tamaño de las placas marginales los asemeja superficialmente con Monozonida.

Al ser Monozonida, Pleurozonida y Azonida monoespecíficos las diferencias y similitudes entre los taxones de menor rango que el de orden estarán contemplados en las diferencias y similitudes existentes entre Ordenes. A continuación ofreceremos las relaciones existentes entre los taxones de Dizónida.

Similitudes y diferencias entre las Familias de Dizónida

Las Familias Pembrocystidae y Ctenocystidae son grupos hermanos, completando ambas el grupo monofilético Orden Dizónida (ver capítulo Filogenia). Las diferencias fundamentales entre ambas quedan recogidas en la tabla adjunta y son las que a continuación se describen:

En Pembrocystidae la placa SOC presenta una lámina inferior media en forma de espátula que divide frontalmente el orificio oral en dos campos; esta lámina no se encuentra en Ctenocystidae. El Ctenidio es claramente más ancho que el cuerpo en Pembrocystidae mientras que el ctenidio de Ctenocystidae es menor o tan ancho como el cuerpo. Las placas ctenidiales externas tienen forma de hacha o mazo y se articulan con la apófisis superior

de las placas IFD e IFI mediante un brazo, en Ctenocystidae la última placa tiene un contorno similar a las demás placas ctenoidales si bien es mucho mas gruesa que estas y además presenta una gran torsión. En Pembrocystidae, las placas IPI y IPD presentan unas expansiones posteriores laminares de gran desarrollo mientras que en Ctenocystidae estas placas carecen de expansiones o si las presentan son espiniformes, nunca laminares. La superficie esquelética externa de Pembrocystidae Fam. nov. es muy porosa (estroma > estereoma), mientras que en Ctenocystidae la superficie es poco porosa (estroma < estereoma). En Ctenocystidae la placa ILI se proyecta hacia atrás de forma que la articulación ILI-IPI es paraaxial mientras que en Pembrocystidae Fam. nov. esta articulación es tangencial e indistinta de las articulaciones IFD-IPD e IFI-ILI. Los osículos del tegumento infracentral de Pembrocystidae tiene un aspecto externo esferoidal mientras que en las diferentes especies de Ctenocystidae tienen unos bordes netos, de sección angulosa, no redondeada y una superficie externa que varia desde plano-concava (v. g. *Ctenocystis*) a plano-convexa (v. g. *Etoctenocystis*).

Similitudes y diferencias entre los géneros de Ctenocystidae

La familia Ctenocystidae está formada por tres géneros: *Etoctenocystis*, *Gilcidia* y *Ctenocystis*, formando estos dos ultimos el grupo hermano del primero (ver capítulo Filogenia). Los tres géneros tienen una forma y aspecto general muy similar, si bien *Etoctenocystis* tiene, a pesar de su tamaño mediano o pequeño, un aspecto mas robusto que los otros géneros. *Gilcidia* y *Etoctenocystis* presentan el borde posterior del marco marginal inferior bien redondeado, sin las espinas o tuberculos que caracterizan a *Ctenocystis*. *Etoctenocystis* presenta una superficie estereomica externa ornamentada por tuberculitos mientras que *Gilcidia* y *Ctenocystis* presentan superficies externas lisas o casi lisas.

Las diferencias más notables entre los tres géneros las encontramos en el rastrellum. Las lengüetas posteriores de las placas ICI e ICD se encuentran

muy reducidas o ausentes en *Ctenocystis* y nunca invaden el tegumento infracentral. Las lengüetas de *Etoctenocystis* y *Gilcidia* son tan largas o casi tan largas como las placas IFD e IFD, en *Etoctenocystis* la lengüeta es fina, de contorno espiniforme, con los laterales ligeramente concavos y su extremo posterior es muy agudo. En *Gilcidia* las lengüetas son anchas y con el extremo posterior romo (*G. jagoi*) o muy redondeado (*G. smithi* y *G. viviannae*), en este caso su aspecto recuerda al que presentan en *Pembrocystis*, pero en este género presenta una evidente quilla media cordiforme. Otra característica diferenciadora es la estructura y disposición de los tuberculos internos de las placas IFI e IFD sobre las placas ICI e ICD. En *Ctenocystis* estos son muy cortos, sin alcanzar el eje longitudinal de las placas ICI o ICD, en *Gilcidia* (como en *Pembrocystis*) sobrepasan esta línea pero no alcanzan la línea media del animal, finalmente en *Etoctenocystis* los extremos de estos tuberculos coinciden en la línea media del animal formando una estructura en forma de puente interno suboral. Los dientes anteriores de las placas IFI e ICD son cortos y anchos en *Etoctenocystis* y largos o de longitud media en *Ctenocystis* y *Gilcidia* respectivamente.

La placa SOC presenta un rostro estrecho y muy agudo en *Etoctenocystis* y estrecho o moderadamente ancho, con el borde anterior redondeado o algo agudo en *Ctenocystis* y *Gilcidia*. Por otra parte los bordes postero-laterales en *Ctenocystis* y *Etoctenocystis* son rectos formando ángulos netos mientras que en *Gilcidia* todo el borde postero-lateral es curvo sin diferenciarse ángulos. *Etoctenocystis* presenta un grupo de placas SOD-SOC-SOI casi tan ancho como la teca, mientras que en *Gilcidia* y *Ctenocystis* este grupo de placas es notablemente más estrecho.

En *Gilcidia* los bordes laterales y posterior de la placa SOC son curvados y los bordes anteriores describen, mediante un amplio arco, una transición gradual hacia el rostro, mientras que en *Ctenocystis* y *Etoctenocystis* esta transición es abrupta. Además, en *Ctenocystis* los bordes anteriores de la placa SOC están alineados mientras que en *Gilcidia* y *Etoctenocystis* forman un ángulo. Las placas SOI y SOD son mayores en *Ctenocystis* que en *Gilcidia* ;

elongadas en sentido transversal en *Ctenocystis* y *Etoctenocystis* y subovales en *Gilcidia*.

El tegumento dorsal y ventral también muestra diferencias entre estos géneros, *Etoctenocystis* presenta los osículos de ambos tegumentos con una distribución irregular, en *Gilcidia* es ortogonal y en *Ctenocystis* es irregular o al tresbolillo. Finalmente, la superficie externa de los osículos infracentrales es plano-convexa en *Etoctenocystis*, concava en *Ctenocystis* y plana o plano-convexa en *Gilcidia*.

Comparación de Pembrocystis con otros géneros de Dizonida

Pembrocystis presenta grandes diferencias con el resto de los géneros del Orden Ctenocystida, en adición a las diferencias existentes entre ambas familias y debido a que pueden ser útiles en la identificación de restos fósiles aislados, encontramos las descritas a continuación

En la cara ventral, *Pembrocystis* presenta un gran desarrollo de las lengüetas de las placas ICI e ICD, las cuales presentan con el extremo posterior bien redondeado. *Gilcidia* presenta unas lengüetas de desarrollo similar pero carecen de la quilla media que presenta *Pembrocystis*. Por otro lado, *Etoctenocystis* presenta unas lengüetas muy delgadas, casi aciculares y con laterales concavos.

Pembrocystis presenta unos procesos posteriores en forma de aletas horizontales que no se encuentran en los otros géneros descritos. *Gilcidia* presenta un extremo posterior de la teca bien redondeado, en *Etoctenocystis* este extremo es algo menos redondeado que en *Gilcidia* pero también carece de procesos posteriores. Algunos de los ejemplares de *Ctenocystis* pueden presentar procesos posteriores agudos si bien predominan las formas romas.

Similitudes y diferencias entre las especies de Gilcidia

Gilcidia constituye un grupo monofilético con tres especies conocidas, próximo a *Ctenocystis* que es su grupo hermano.

Gilcidia smithi es una forma mucho mas pequeña y gracil que *Gilcidia jagoi*. La complexión mas robusta de *Gilcidia jagoi* es especialmente manifiesta en la cara superior. Las placas SFI, SFD son mucho mas anchas en *Gilcidia jagoi* donde tienen una anchura correspondiente a la mitad de la longitud de la placa (long. max de la placa, no axial) mientras que en *Gilcidia smithi* la anchura maxima de estos osículos es la cuarta parte de su longitud maxima. Por otra parte, el extremo anterior de estas placas es muy romo (subredondeado) en *Gilcidia jagoi* y muy agudo en *Gilcidia smithi*.

Los osículos del tegumento supracentral en *Gilcidia smithi* son pequeños, ovals (una vez y media más largos que anchos), bien separados entre si y distribuidos segun un patron ortogonal con al menos diez filas; mientras que en *Gilcidia jagoi* los osículos son muy grandes, muy alargados, dispuestos al tresbolillo con un número aproximado de cuatro filas. Las placas del tegumento infracentral, si bien tienen una disposición regular en filas en ambas especies, en *Gilcidia smithi* hay unas cuatro filas con disposición ortogonal y en *Gilcidia jagoi* unas dos.

En la cara ventral, las placas ICI e ICD de *Gilcidia jagoi* tienen una lengüeta con el extremo postrior agúdo que rebasa el borde posterior de la placas IFI e IFD mientras que en *Gilcidia smithi* este borde es bien redondeado y apenas alcanza el borde posterior de la placas IFI e IFD. Por otro lado, en *Gilcidia smithi* las placas IFI e IFD invaden el área central mediante unas expansiones laminares a lo largo de todo el borde interior de estas placas que contactan con las lengüetas de las placas ICI e ICD practicamente a lo largo de toda su longitud.

Respecto a *Gilcidia viviannae*, sus relaciones se limitan a la placa ICI, la única conocida. La forma general de esta placa, así como sus proporciones relativas son muy similares a la de *Gilcidia smithi*. Las proporciones de los

procesos internos de la placa IFI que se superponen al cuerpo de la placa (observados indirectamente por la marca articular ICI-IFI) son equivalentes a las observadas en *Gilcidia smithi* (en *G. jagoi* no han podido ser observadas). Sin embargo la presencia de una constricción en la base del diente anterior, la orientación del eje axial del diente, la anchura (long.) desigual de las porciones externa e interna del cuerpo de la placa diferencian a esta especie de las otras dos del género *Gilcidia*.

Similitudes y diferencias entre las especies de Ctenocystis

Ctenocystis es un género con dos especies conocidas: *Ctenocystis colodon* y *Ctenocystis utahensis*. La diferencia más notable entre las dos especies del género se encuentra en las placas IFI e IFD. El hombro de estas placas en *Ct. colodon* es transversal respecto al eje axial del animal y presenta varias escotaduras en las que se sitúan varias de las últimas placas ctenidiales de cada serie; en *Ct. utahensis* el hombro es rectilíneo, oblicuo y no presenta escotaduras ya que tan sólo recibe una placa ctenidial.

La placa SOC tiene un cuerpo de contorno poligonal, con bordes laterales, posterolaterales y posterior en *Ct. colodon* y de contorno trapezoidal o cuadrangular, con bordes laterales y posterior y sin bordes posterolaterales en *Ct. utahensis*, además en esta especie existen especímenes con una escotadura en el borde posterior muy marcada, con los bordes laterales formando sendas crestas paralelas. El rostro de esta placa es corto y romo en *Ct. colodon* y largo y de borde agudo o moderadamente agudo en *Ct. utahensis*. Las placas SOD y SOI son pequeñas y subtriangulares en *Ct. colodon* y de tamaño mediano, ovales o subrectangulares en *Ctenocystis utahensis*.

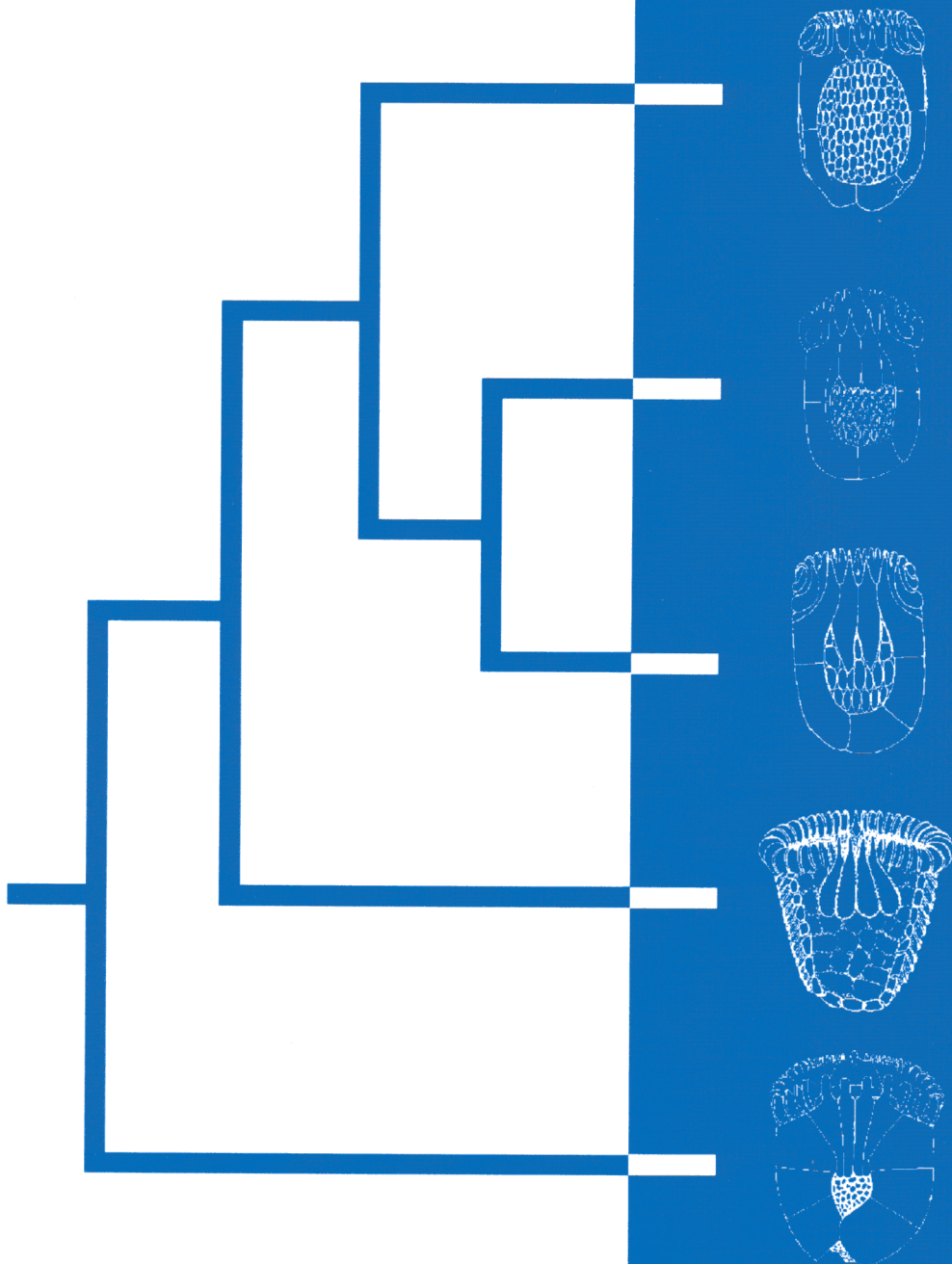
En el marco superior, las placas SFI y SFD de *Ct. colodon* presentan unas ramas longitudinales cortas o muy cortas mientras que en *Ct. utahensis* son tan largas como la rama transversal. Además, la rama transversal de estas placas en *Ct. colodon* presentan una depresión cerca del margen anterior que

no aparece en *Ct. utahensis*.

En el rastrellum, los dientes anteriores de las cuatro placas, especialmente los de las placas IFI e IFD son largos, muy estrechos y rectos en *Ct. colodon* y moderadamente estrechos y con frecuencia de contorno sinuoso en *Ct. utahensis*. Por otra parte, las lenguetas posteriores, que en este género nunca invaden el tegumento infracentral, se encuentran insinuadas en *Ct. utahensis* y son inexistentes en *Ct. colodon*. Finalmente, en ningún ejemplar de *Ct. utahensis* hemos encontrado ornamentación estereómica externa, en principio podríamos pensar en alteraciones tafonómicas debido a la recristalización del esqueleto o de los rellenos de esparita y destrucción de la microestructura esquelética, sin embargo esta observación es comun a todos los especímenes estudiados procedentes de localidades y niveles estratigráficos diferentes. En los especímenes de *Ct. colodon* sometidos a una preparación mediante disolución esta microestructura es observable y forma tuberculos redondeados de muy pequeña altura y alineamientos.

8

Filogenia



FILOGENIA

Índice del Capítulo 8

INTRODUCCIÓN

METODOLOGÍA Y TÉCNICAS EMPLEADAS

ANÁLISIS FILOGENÉTICO EN EL SUPUESTO DE MÁXIMA PARSIMONIA

CODIFICACIÓN DE CARACTERES

DIAGNOSIS DE LOS CLADOGRAMAS

ESTADÍSTICOS DESCRIPTIVOS

Longitud

Índice de Consistencia

Índice de Homoplasia

Índice de Retención

Índice de Consistencia Reescalado

CONFIANZA DE LA TOPOLOGÍA OBTENIDA

Bootstrap (-ing)

Índice de Colapso o de Soporte de Bremer

Firmeza de los Datos de Goloboff

PESAJE SUCESIVO

ANÁLISIS DE LOS CARACTERES: OPTIMIZACIÓN

ANÁLISIS FILOGENÉTICO DE LA CLASE CTENOCYSTOIDEA

ANÁLISIS FILOGENÉTICO EXTERNO DE LA CLASE CTENOCYSTOIDEA

TAXONES A SISTEMATIZAR Y GRUPO EXTERNO

DESCRIPCIÓN DE LAS SERIES DE TRANSFORMACIÓN DE LOS CARACTERES

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Construcción del cladograma

Diagnosis de las topologías iniciales obtenidas

Estadísticos descriptivos

Confianza de las topologías obtenidas

Bootstrap (-ing)

Índice de Colapso o de Soporte de Bremer

Exploración del árbol obtenido y optimización de caracteres

ANÁLISIS FILOGENÉTICO INTERNO DE LA CLASE CTENOCYSTOIDEA

TAXONES A SISTEMATIZAR Y GRUPO EXTERNO

DESCRIPCIÓN DE LAS SERIES DE TRANSFORMACIÓN DE LOS CARACTERES

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Construcción del Cladograma

Diagnosís del árbol obtenido

Estadísticos descriptivos

Confianza de la topología obtenida

Bootstrap (-ing)

Índice de Colapso o de Soporte de Bremer

Firmeza de los Datos de Goloboff

Exploración del árbol obtenido y optimización de caracteres

Colapso de ramas

Evolución de los caracteres y su optimización

Descripción del árbol: apomorfías

HIPÓTESIS FILOGENÉTICA PROPUESTA

INTRODUCCIÓN

Clásicamente se ha considerado que la Sistemática Biológica tenía como principal objetivo ordenar y catalogar las especies animales y vegetales, con un criterio eminentemente práctico. Sin embargo, aunque este catálogo tiene utilidad práctica, no caracteriza *per se* a la Sistemática Biológica como disciplina científica independiente (HENNIG 1966). Como tal la Sistemática no sólo aspira a ser un sistema jerárquico, a la vez básico y sintético, de ordenación y recuperación de la información biológica, sino también una disciplina capaz de generar clasificaciones estables y con alto valor predictivo. En este punto surge la pregunta que ha mantenido la controversia en las últimas décadas: ¿cuáles son los principios teóricos y metodológicos que deben inspirar la elaboración de una clasificación biológica?. Varias escuelas se disputan la mejor justificación filosófica y las mejores técnicas de clasificación. Todas argumentan ser mejor que las otras.

La justificación de la escuela Evolutiva, es que la Evolución es la causa del sistema natural de clasificación. Las clasificaciones representaran la jerarquía evolutiva. El descubrimiento de esta jerarquía se basa en la distinción entre homologías (caracteres comunes ancestrales) y analogías (similitudes debidas a homoplasia: convergencias, paralelismos, etc.). La jerarquía evolutiva tiene dos aspectos, orden de divergencia (cladogénesis) y divergencia fenética (anagénesis). Según RIDLEY 1986, sus técnicas son prácticas pero imperfectas.

La escuela Fenética argumenta su objetividad en la utilización del mayor número posible de caracteres elegidos al azar y construye sus clasificaciones por medio de la estadística multivariante. La clasificación así obtenida, está basada en la similitud fenotípica global ("overall similarity") que generan diferentes índices matemáticos. Esta metodología es ajena a una fundamentación evolutiva de la Sistemática.

La escuela Cladista sostiene que la ramificación filogenética es la única jerarquía natural capaz de convertirse en una clasificación. Es única e inequívoca. La técnica cladista descubre la secuencia de divergencia de

especies mediante el establecimiento de caracteres derivados compartidos, a través de diferentes criterios. Todos son prácticos y útiles, ninguno es perfecto. El Cladismo posee una sólida filosofía y un conjunto de técnicas rigurosas. Es la mejor justificada de las tres escuelas. Su coherencia esta garantizada por su filosofía y su filosofía asume que la evolución es un hecho cierto (RIDLEY 1986).

El Cladismo transformado es una cuarta escuela que utiliza técnicas cladistas pero que niega la justificación filogenética. A fin de contrastar la veracidad de la evolución, ésta no debe ser asumida *a priori* en las clasificaciones.

Al margen de polémicas filosóficas, escuelas y otras ortodoxias, los métodos de reconstrucción filogenética tampoco están exentos de cierta controversia. En efecto, diferentes metodologías aspiran a reconstruir filogenias bajo principios teóricos evolutivos (Múltiple parsimonia, Compatibilidad, etc.), cuantificando la probabilidad de que una reconstrucción filogenética refleje la historia evolutiva de los organismos. Todos los métodos asumen que la mejor reconstrucción filogenética posible, es decir, la que cumple mejor los presupuestos teóricos de cada método, es la que mejor refleja la historia evolutiva de los organismos que, ciertamente, es un hecho único e irrepetible.

Cómo acabamos de ver, otra cuestión no menos polémica, es la relación entre cladogramas y clasificaciones, es decir, ¿puede generarse una clasificación a partir de un árbol filogenético?. Desde un punto de vista teórico, una clasificación natural que pretenda reflejar la historia evolutiva, debería estar fundamentada en la inferencia filogenética. No obstante, desde un punto de vista formal, se ha argumentado que una clasificación estrictamente filogenética es impracticable, debido a que no existen suficientes rangos taxonómicos capaces de reflejar todos los eventos cladogenéticos de la historia de los organismos. Recientemente QUEIROZ y GAUTHIER 1992 han propuesto un nuevo sistema taxonómico que ellos denominan Taxonomía Filogenética. En él, los nombres de los taxones se establecen desde el punto de vista de sus relaciones con el ancestro común y las entidades históricas (clados) que

resultan de aquellas relaciones. El sistema de QUEIROZ y GAUTHIER 1992 sigue siendo jerárquico, pero es incompatible con el sistema de categorías linneanas por cuanto, los taxones incluyen el ancestro común más reciente y todos sus descendientes.

Nos encontramos así en la última década el siglo XX, discutiendo viejos problemas con nuevos métodos. En los últimos meses se asiste en Internet a un interesante debate internacional entre los miembros de diferentes grupos de discusión sistemática, acerca de la conveniencia de abandonar definitivamente el sistema de categorías linneanas.

Todavía tiene que transcurrir algún tiempo, antes de alcanzar un consenso generalizado sobre el método y contenido de las clasificaciones biológicas. Es cierto que todas ellas están impregnadas de un cierto componente subjetivo, pero también es cierto que una clasificación fundamentada en un cladograma que refleja la hipótesis filogenética más probable es, con todo, menos subjetiva y menos artificial que otra basada exclusivamente en el criterio de autoridad.

Esta argumentación descansa en los siguientes puntos:

- i) La clasificación obtenida por métodos filogenéticos, puede ser refutada con mayor objetividad, ya que los resultados están basados en datos que pueden ser contrastados mediante índices y estadísticos (Longitud, Índice de Consistencia e Índice de Retención).
- ii) Tiene mayor valor predictivo. Las especies más próximas han compartido historia evolutiva y tienden a ser biológicamente más parecidas. Ello permite predecir rasgos estructurales, fisiológicos, ecológicos, etológicos, etc.
- iii) Proporciona un marco conceptual de referencia a la Biología básica y aplicada. La clasificación obtenida a partir de un ordenamiento natural, delimita grupos basados en ancestros comunes, de esta manera se convierte una herramienta útil para investigaciones en otros campos.

iv) Constituye un sistema ordenado de información que satisface mejor el conocimiento de la diversidad biológica que actualmente la sociedad demanda.

En suma, creemos que es importante distinguir claramente dos objetivos de la investigación sistemática, independientes pero indudablemente interrelacionados:

- 1) el establecimiento de rangos taxonómicos formales
- 2) el reconocimiento de grupos monofiléticos.

El desarrollo de este capítulo, se refiere principalmente al segundo de estos objetivos, proponiendo una teoría explicativa sobre el origen y evolución de la Clase Ctenocystoidea, mediante técnicas de análisis cladista. El primero de estos ha constituido la base del capítulo anterior.

METODOLOGÍA Y TÉCNICAS EMPLEADAS

Análisis filogenético en el supuesto de máxima parsimonia

Para la reconstrucción de los árboles filogenéticos, se ha empleado el método de parsimonia de Wagner, desarrollado por W. H. Wagner (WAGNER 1961, 1963) y posteriormente por KLUGE y FARRIS 1969. Metodológicamente, la parsimonia es un concepto basado en la aceptación de que el cambio evolutivo (mutación y selección), es un fenómeno altamente improbable. Se asume así que la hipótesis filogenética más probable es aquella que contempla el menor número de pasos o cambios evolutivos. Se escoge este método porque es fácil de calcular con ayuda de los programas informáticos y porque, a priori, no establece presunciones acerca de la reversibilidad de los caracteres. Como se acaba de indicar, el objetivo del método de Wagner es, construir árboles filogenéticos utilizando el mínimo número posible de transformaciones o cambios evolutivos. Este método, normalmente incorpora ancestros hipotéticos, a partir de los que se produce la evolución cladogenética (nodos) a fin de minimizar la longitud del árbol (L) (KLUGE y FARRIS 1969).

La literatura filogenética recoge diferentes conceptos teóricos de parsimonia. Todos ellos asumen un modo particular sobre como se lleva a cabo la evolución de los caracteres y pretenden ser el mejor criterio para obtener la reconstrucción filogenética más parsimoniosa.

SWOFFORD y OLSEN 1990 consideran cuatro tipos de parsimonia diferentes, estos son:

1) Parsimonia de Wagner (KLUGE y FARRIS 1969, FARRIS 1970). Trata los estados de carácter en una serie de transformación como ordenados; es decir, el cambio de un estado a otro, implica la existencia de uno intermedio (v. g. el carácter no puede pasar del estado 0 al estado 2, sin hacerlo antes por el estado 1).

2) Parsimonia de Fitch (FITCH 1971), trata los estados de carácter en una serie de transformación como desordenados, de tal forma que los cambios de un estado a otro, no implican un carácter intermedio (v. g. el carácter pasa

del estado 0 al estado 2, sin hacerlo antes por el estado 1).

3) Parsimonia de Dollo (FARRIS 1977) Cada estado derivado aparece una única vez, así la aparición de estados plesiomorficos en diferentes puntos del arbol es consecuencia de homoplasia, no admitiendo paralelismo. Requiere que la polaridad de los caracteres sea establecida.

4) Parsimonia de Camin-Sokal (CAMIN-SOKAL 1965), considera que la evolución de los caracteres es irreversible, lo cual resulta difícil de argumentar en terminos biológicos (KITCHING 1992).

PAUP (SWOFFORD 1985, 1991, 1993), ejecuta criterios de parsimonia diferentes. Puede considerar los caracteres desordenados (Fitch), ordenados (Wagner) o ambos en una misma matriz de datos. Así los caracteres con sólo dos estados (binarios), quedan ordenados al polarizarlos. Los caracteres multiestado, se pueden polarizar si se conoce el origen de la secuencia de transformación, sin embargo, no siempre es posible ordenarlos al no conocer el orden de todos y cada uno de los pasos de la secuencia de transformación.

SWOFFORD 1990 distingue tres propiedades de los caracteres: dirección, orden y polaridad. Sin embargo, MEACHAM 1984 considera que dirección y polaridad son equivalentes.

Cuando Swofford habla de dirección, se refiere al "costo", es decir, al número de pasos del cladograma (longitud) al experimentar un cambio entre dos estados. Un carácter no está dirigido cuando el costo es simétrico, es decir, la longitud del cladograma requerida para la transformación de un estado A a B, es la misma que la requerida para la transformación de B a A. Los caracteres dirigidos son aquellos en los que no se acepta la posibilidad de reversión a estados más primitivos (parsimonia de Camin y Sokal).

Después de lo anterior, es fácil percibir que parsimonia y polaridad están íntimamente unidas. Para establecer la polaridad es necesario determinar, entre todos los estados de un carácter, cual es el primitivo o plesiomorfo. Los criterios de polaridad establecidos por WAGNER 1961 y KLUGE 1967 son los siguientes:

1) *Grupo externo*. Para un grupo particular de organismos, un carácter se encuentra en estado primitivo (plesiomorfo), si este mismo estado aparece en los representantes de grupos de organismos filogenéticamente cercanos a él.

2) *Común igual a primitivo*. Es más probable que el estado primitivo (plesiomorfo) de un carácter, esté más ampliamente distribuido dentro de un grupo de organismos, que su estado derivado (apomorfo).

3) *Ontogenético*. Si dentro de un grupo monofilético un estado de carácter aparece en la ontogenia de ciertas especies, y también en los adultos de otras, entonces, probablemente sea el estado plesiomorfo del carácter (AX 1987. La predominancia ontogenética de un carácter (HENNIG 1966) está fundamentada en la Ley de Recapitulación de Haeckel.

4) *Paleontológico*. Si un estado de carácter se encuentra en los miembros geológicamente más antiguos, éste es el estado plesiomorfo.

Debe reconocerse que no hay leyes o criterios mediante los cuales pueda probarse directamente el curso de la evolución de los caracteres. Por ello es muy importante considerar si las hipótesis de polaridad son refutables o meros argumentos más o menos lógicos (AX 1989a y b).

Codificación de caracteres

Para el análisis de parsimonia, se consideraron los criterios de Wagner y Fitch. La polaridad de los caracteres se ajustó según el criterio del grupo externo. Los caracteres multiestado (polimórficos) pueden provocar que estados *per natura* homólogos sean considerados *a priori* homoplasias (JEFFERIES 1997a); este problema lo podemos solventar con el empleo de caracteres subsidiarios (NORDLANDER, LIU y RONQUIST 1996). En principio se podría pensar que se exagera la influencia de unos caracteres sobre otros debido a su desdoble en caracteres subsidiarios; sin embargo, para no exagerar la influencia de estos en el cómputo general del árbol más

parsimonioso se les puede atribuir un peso proporcional al número de caracteres subsidiarios (v. g. 0,5 para 1 carácter subsidiario, 0,333 para 2 caracteres).

Otro problema es la presencia de estados desconocidos y de estados no aplicables. El estado desconocido es aquel en el que desconocemos el estado existente en el taxon por falta de acceso a esa información. En nuestro caso, codificaremos este estado como "?". En el segundo caso, el estado literalmente no se encuentra en ese taxon. Cuando un caracter no sea aplicable seguiremos el criterio de codificar el estado "no aplicable" como un estado más. En este caso el carácter será codificado como polimórfico, pudiendo desdoblarse el estado "aplicable" en un caracter subsidiario (M. COCA-ABIA com. pers.).

DIAGNOSIS DE LOS CLADOGRAMAS

Al construir un cladograma a partir de una serie de caracteres, lo hemos hecho en el supuesto de máxima parsimonia, es decir, asumiendo el menor número posible de homoplasias. Así, el árbol que implique un menor número de cambios de estados de caracteres será el que mejor explique los datos y por lo tanto producirá una clasificación más informativa de los datos (FARRIS 1983). A pesar de que en la construcción del árbol más parsimonioso se ha minimizado el monto total de homoplasias, es de interés conocer el grado de homoplasias presentes, que caracteres muestran convergencias y paralelismos, en que lugar del árbol filogenético construido tienen lugar estos cambios así como conocer el grado de apoyo que ofrecen los datos a la hipótesis filogenética propuesta por el árbol más parsimonioso. Con este fin se han descrito cierto numero de estadísticos que permiten conocer las relaciones entre un árbol y la serie de datos que lo generaron. Algunos de ellos son ciertamente elementales, si bien otros requieren cierto grado de abstracción y, ciertamente, su empleo en la literatura cladista ha sido abundante y, en ciertos casos confuso. El motivo de la mala utilización realizada de estos estadísticos tiene un origen dual: 1.- son estadísticos difíciles de entender en sus aspectos

teóricos y 2.- resultan de una obtención casi inmediata gracias a ciertas aplicaciones informáticas de uso común en estudios cladísticos (v. g. PAUP, PHYLIP). Otros comentarios al respecto pueden encontrarse, entre otros, en HILLIS y BULL 1993. A continuación describiremos los empleados en el presente trabajo.

ESTADÍSTICOS DESCRIPTIVOS

Longitud (L)

La longitud (L) es el número de cambios que experimentan los caracteres a lo largo de las ramas e internodos. Al buscar el árbol más parsimonioso de entre el conjunto de árboles generados por una serie de datos, seleccionaremos aquel que presente una longitud mínima. Si los datos son cladogenéticamente informativos, los árboles filogenéticos con diferente topología, tendrán diferente longitud; de lo contrario, todos los árboles tendrán la misma longitud (GOLOBOFF 1991; SIEBERT 1992). La longitud de un árbol es función de la matriz de datos que lo generó esto es, depende del número de caracteres y depende del número de estados. Se pueden considerar dos clases de árboles igualmente parsimoniosos:

- 1) aquellos que muestran las mismas relaciones ancestro-descendientes, pero difieren en la interpretación de los caracteres, y
- 2) aquellos que difieren en la topología y representan diferentes relaciones ancestro-descendientes. En estos, aparece un problema adicional al comparar las relaciones filogenéticas. Para solucionar este conflicto, es necesario combinar la información de todas las topologías en un único árbol, el árbol consenso (ADAMS 1972, ROHLF 1981).

Por lo general se consideraran a todos los caracteres con la misma importancia, pero en ocasiones se les asignara un peso diferencial. En este caso:

$$L = \sum W_i S_i$$

donde w es el peso asignado al carácter i y S el número de cambios de estado que presenta ese carácter (MADDISON y MADDISON 1992).

Indice de Consistencia (CI; KLUGE y FARRIS 1969)

Este es uno de los estadísticos que miden el grado de homoplasia existente en los caracteres.

Varía de 0 a 1, e indica la estabilidad de todos los datos con la filogenia obtenida (KLUGE y FARRIS 1969). Si CI es máximo, los datos se ajustan a una filogenia con el mínimo número posible de pasos. El CI de cada carácter indica si es o no homoplásico, es decir, su bondad como trazador filogenético.

El cálculo de CI viene dado por la expresión: $CI = M/S$. Donde M es el número mínimo de cambios que puede experimentar un carácter y S el número de cambios que experimenta ese carácter en una filogenia concreta. Así, M será el número de estados del carácter menos uno. Si el carácter es homoplásico, el número de cambios que experimenta (S), será mayor al número mínimo de cambios (M), entonces $CI < 1$. Si el carácter es muy parsimonioso (no homoplásico), el número de cambios (S), será el mínimo ($M=S$), por lo que $CI=1$. De esto también se deduce que, el número de cambios debidos a homoplasia, es la diferencia entre S y M ($H=S-M$).

El CI global de un árbol filogenético, responde a la siguiente relación: $CI = R/L$. Donde R es la suma de los rangos de todos los caracteres $R = \sum(r)$ y L la longitud del árbol.

El rango de un carácter es la diferencia entre el número máximo de estados y el mínimo, o lo que es lo mismo, el número de estados del carácter menos 1. Este valor (r) coincide con M .

En realidad al calcular R , lo único que se hace es, calcular en número

mínimo de pasos necesarios, para construir el árbol filogenético, y L es el número de pasos reales en él. R y L en el árbol, son factores, homólogos a M y S en el carácter.

Indice de Homoplasia (HI)

SWOFFORD 1990 emplea en Indice de Homoplásia como el complementario del Indice de Consistencia, es una forma más clara de ver el monto de homoplásia presente en un caracter o en un árbol

$$HI = 1 - CI$$

El valor óptimo es 0

Indice de Retención (RI; FARRIS 1989a y b)

Al igual que el Indice de Consistencia, también varía de 0 a 1. Aparentes similitudes en los datos pueden ser consideradas como homologías en el árbol, sin embargo, esto puede ser debido a la homoplasia. IR, mide la cantidad de sinapomorfía en un conjunto de datos, para ello examina la cantidad real de homoplasia como una fracción de la máxima homoplasia posible mediante el coeficiente de distorsión (D).

$$D = \frac{H}{G - M}$$

donde G es la mayor cantidad de cambio de un carácter en el árbol menos parsimonioso; G es el mayor valor posible de S, por lo que G-M será el mayor valor posible de cantidad de homoplasia (H). El índice de retención es el valor complementario de D; $RI = 1 - D$; sustituyendo el valor de D;

$$IR = 1 - \frac{H}{G - M}$$

y el de H;

$$IR = 1 - \frac{S - M}{G - M}$$

finalmente

$$IR = \frac{G - S}{G - M}$$

Sí $S=M$, $RI = 1$, no hay homoplasia, todas las semejanzas terminales son homologías; si $S>M$, algunas de estas semejanzas son debidas a la homoplasias; si $S=G$, $IR=0$, en este caso las similitudes son irrelevantes, todas son debidas a homoplasia y no a homologías. Por tanto, el índice de retención es la cantidad de aparente sinapomorfía en los datos, que es retenida en el árbol, como sinapomorfía real (FARRIS 1989 a y b).

Si sustituimos los valores G , S y M por $L_{\text{máxima}}$, L del árbol y R respectivamente, entonces se obtiene el IR de un árbol concreto.

Índice Reescalado de Consistencia (RC, FARRIS 1989b)

El índice reescalado de consistencia se define como

$$RC = \frac{\frac{m - m}{s - g}}{\frac{1 - m}{g}} = \frac{g - s}{g - m} - \frac{m}{s}$$

El índice reescalado de consistencia es igual al producto del Índice de consistencia por el Índice de retención.

$$RC = RI \cdot CI$$

El índice reescalado de consistencia es útil para comparar el ajuste de caracteres con diferentes valores de M/G

CONFIANZA DE LA TOPOLOGÍA OBTENIDA

Uno de los problemas con los que podemos encontrarnos al considerar una topología determinada es el de conocer el grado de información filogenética contenida en la matriz de datos y en el cladograma obtenido a partir de la misma, para lo cual se han desarrollado varios procesos analíticos metodológicamente muy diferentes que abordan el problema desde diferentes perspectivas. Los estadísticos previamente considerados (L, CI, HI, RI) nos ofrecen una herramienta eficaz para la selección de una/s topología/s entre muchas, indicándonos que caracteres son contradictorios (v. g. homoplasias); pero no resuelven este problema.

Las técnicas que emplearemos para conocer el grado de confianza de la topología obtenida por el análisis filogenético bajo el supuesto de máxima parsimonia las podemos dividir en tres categorías:

1.- *Técnicas de remuestreo aleatorio.* Los caracteres empleados en el análisis han sido seleccionados entre el conjunto universal de caracteres existentes. Hemos podido seleccionar caracteres filogenéticamente informativos o hemos podido equivocarnos y seleccionar caracteres, por ejemplo, adaptativos. Lo ideal sería considerar el conjunto universal de caracteres en el análisis, desgraciadamente esto no es posible. Las técnicas de remuestreo aleatorio se han desarrollado para solventar este problema, nosotros aplicaremos las técnicas bootstrap.

2.- *Técnicas de firmeza de los clados internos de la topología obtenida.* Podemos conocer como un clado interno es soportado por los datos empleados mediante el cálculo del Índice de Soporte de Bremer.

3.- *Análisis de distribución de frecuencias de las longitudes de las topologías obtenidas.* Un conjunto de datos puede generar un número grande pero limitado de topologías posibles. El estudio de la forma de esta distribución permite conocer el grado de información filogenética existente en los datos empleados en el análisis. Emplearemos la Firmeza de Datos de Goloboff así como los índices de asimetría de la distribución (Kurtosis).

Bootstrap (-ping)

El "bootstrapping", así como el "Jack-knife", son técnicas para estimar una distribución desconocida a partir de un remuestreo repetido según unos criterios concretos de la distribución de una muestra conocida. El método fue propuesto por EFRON 1979 y posteriormente introducido en la investigación filogenética por FELSENSTEIN 1985, este autor incluiría posteriormente en su paquete informático de inferencia filogenética PHYLIP (v. 3.57c; FELSENSTEIN 1989, 1995) el programa SEQBOOT (v.3.5c) que genera múltiples grupos de datos según los métodos de Bootstrap, Jack-knife y de permutación. El

procedimiento para crear un nuevo grupo de datos consiste en remuestrear n caracteres al azar con reemplazamiento. Así, el nuevo grupo de datos tendrá el mismo tamaño que el original pero algunos caracteres habrán sido eliminados y otros duplicados. La variación al azar de los resultados del remuestreo bootstrap de esos datos originales puede ser interpretada estadísticamente como la variación que podríamos esperar de una nueva selección de datos (FELSENSTEIN 1995).

El método ha sido discutido entre otros por SANDERSON 1989 quien encuentra que el apoyo a un clado concreto por la técnica del bootstrap es muy superior a la supuesta, por ejemplo, por el número de caracteres que apoyan esa rama. Con posterioridad, la técnica ha sido comprobada empíricamente por HILLIS y BULL 1993. Estos autores concluyen que mediante el bootstrapping se ofrecen valores altamente conservativos de la probabilidad de que un clado concreto haya sido inferido correctamente. Concretamente con cambios en los internodos de $\leq 20\%$ de los caracteres, los porcentajes bootstrap $\geq 70\%$ corresponden normalmente a probabilidades $\geq 95\%$ de que el clado sea real (HILLIS y BULL 1993).

La técnica del bootstrap fue incorporada a PAUP en la versión 3.0 (SWOFFORD 1990). Los árboles más parsimoniosos obtenidos para cada uno de los n remuestreos bootstrap serán sintetizados en un árbol consenso según el criterio del "50% majority-rule" (MARGUSH y MCMORRIS 1981), indicándose los porcentajes bootstrap para cada uno de los internodos resultantes de este árbol consenso. La opción por defecto es de 100 remuestreos sin embargo, es aconsejable un número de 1000 remuestreos bootstrap (O. SEBERG com. pers. Septiembre, 1997). Hay que observar que los resultados bootstrap son difícilmente comparables ya que sus resultados varían algo de un análisis a otro e incluso a partir de los mismos datos originales de partida (HILLIS y BULL 1993), esto es normal si consideramos que a pesar de que la muestra original de partida es la misma, el proceso de remuestreo es aleatorio.

Índice de Colapso o de Soporte de Bremer (=decay index, DONOGHUE *et al.* 1992; OLMSTEAD *et al.* 1993; =Bremer Support, KÄLLERSJÖ *et al.*, 1992; =[Bremers] Support Index, DAVIS 1993)

El soporte o estabilidad de un clado puede ser estimado por el método de BREMER 1988. Este autor propuso un método que no perturbaba los datos iniciales tal y como sucede con la utilización de técnicas de Bootstrap o jack-knife, sino que la perturbación se realiza en el análisis por una “relajación” sucesiva en las exigencias de parsimonia (BREMER 1994).

En este procedimiento, una vez seleccionado un clado concreto de entre los que aparecen en el árbol más parsimonioso, debemos buscar la longitud mínima existente entre el conjunto de todos los árboles que pueden generarse a partir de esos datos originales y que carecen de ese clado. No nos importa la topología de ese árbol, el dato de interés es su longitud. Una vez conocida la longitud mínima del árbol que carece de un clado concreto, calcularemos la diferencia existente entre esta y la del árbol más parsimonioso. Esta diferencia es el Soporte (b) de aquel clado. Este proceso se repetirá sucesivamente para cada uno de los clados existentes en el árbol más parsimonioso.

En nuestro caso hemos calculado los índices excluyendo los caracteres filogenéticamente no informativos ya que estos reducen sus valores y por lo tanto dificultan futuras comparaciones. Para calcular los índices de soporte emplearemos el programa TREEROT (SORENSEN 1996) para generar un archivo de comandos tipo NEXUS para PAUP v. 3.1.1 (SWOFFORD 1993), este archivo contiene las instrucciones necesarias para que PAUP compute la longitud mínima de los árboles que carecen de un clado concreto.

Una vez conocidos los Soportes para cada clado, o lo que es lo mismo para la rama que “soporta” ese clado, calcularemos el Soporte Total del árbol (t, KÄLLERSJÖ *et al.*, 1992) que en definitiva es la suma de los soportes individuales de cada internodo.

$$t = \sum b$$

El Soporte Total del árbol es siempre menor o igual que la longitud

mínima posible.

Finalmente calcularemos el Índice de Soporte Total (t), BREMER 1994) como la relación entre el Soporte Total del árbol (t) y la longitud del árbol más parsimonioso (L):

$$t_i = \frac{t}{L}$$

El Índice de Soporte Total proporciona una medida de la estabilidad del árbol desde el punto de vista de “resolución soportada”.

Firmeza de los Datos de Goloboff (DD; =Data Decisiveness, GOLOBOFF 1991)

Se trata de un estadístico relacionado en cierta manera con el estudio de la distribución de la longitud de los árboles, una técnica desarrollada por HUELSENBERCK 1991 y por HILLIS 1991 para estimar la señal filogenética contenida en una matriz de datos. Estos autores parten de la idea de que unos datos con una información filogenética muy baja (v. g. una matriz con datos al azar) producirá una distribución de frecuencias de las longitudes de los árboles cercana a una distribución normal. Sin embargo, la presencia de información filogenética producirá un sesgo en la distribución de frecuencias hacia los valores de longitud más altos posibles. En el caso de que estos datos sean informativos la asimetría observada en la distribución de frecuencias de longitudes de árboles es una consecuencia directa del bajo número posible de árboles con una topología subóptima. La asimetría de una distribución de frecuencias puede ser medida con el estadístico muestral g1 (SOKAL y ROHLF 1979). El programa PAUP (SWOFFORD 1990, 1993) después de realizar una búsqueda exhaustiva del árbol más parsimonioso registra las longitudes de todos los árboles analizados, realiza distribución gráfica de las frecuencias de las mismas y calcula los valores de Longitud media, desviación típica, g1 (índice de asimetría) y g2 (índice de kurtosis).

El índice de Firmeza de los Datos (=Data Decisiveness, GOLOBOFF

1991) es una aproximación diferente a la distribución de frecuencias. Conocida la longitud media (\bar{S}) de todos los posibles árboles calculados a partir de la matriz de datos, la longitud del árbol más parsimonioso (S) y la longitud mínima teórica (calculada como la suma de los posibles cambios de estado para cada carácter) calcularemos el índice DD como:

$$DD = \frac{\bar{S} - S}{\bar{S} - M}$$

Este índice es una medida indirecta del alejamiento del árbol más parsimonioso del conjunto de los demás árboles. Valores altos para DD implican que los posibles árboles para la matriz estudiada difieren mucho en su longitud (GOLOBOFF 1991). Por el contrario valores bajos implican conflictos entre los datos por lo que las longitudes de los árboles estarán agrupadas en torno al valor medio y las diferencias de longitud tenderán a minimizarse. El valor máximo de DD es 1.

PESAJE SUCESIVO

Cuando a partir de unos datos hemos obtenido un conjunto de topologías igualmente parsimoniosas, hemos de utilizar un criterio diferente al de estricta parsimonia para poder elegir uno de ellos (LIPSCOMB 1994).

Uno de estos criterios es el pesaje sucesivo (*successive weighting*; FARRIS 1969, CARPENTER 1988), mediante el cual seleccionamos aquel árbol que requiere el menor número de caracteres para tener homoplasias. Este procedimiento toma como base el ajuste de los caracteres a la topología y este se encuentra indicado por tres estadísticos: Índice de Consistencia, Índice de Retención y el Índice Reescalado de Consistencia. La selección de uno u otro de estos estadísticos puede variar algo los resultados finales y la elección de una u otra función es uno de los problemas con los que nos encontramos al emplear el pesaje sucesivo (O. Seberg, com. personal). Originalmente se empleo el Índice de Consistencia (FARRIS 1969), pero en Hennig86 (FARRIS

1988) el peso es implementado en función del Índice Reescalado de Consistencia, el cual no es una función simple del Índice de Consistencia ($RC=IR*IC$). Seleccionaremos uno de estos estadísticos descriptivos para repesar los caracteres, así el peso para cada carácter es proporcional al valor de este índice. En nuestro caso emplearemos el Índice Reescalado de Consistencia. Una vez pesados los caracteres buscaremos de nuevo el árbol más parsimonioso.

Este es un proceso iterativo en el que la o las soluciones son repesadas y los caracteres repesados sometidas a nuevos cálculos una y otra vez. El proceso se detiene cuando encontramos un número mínimo de árboles (LIPSCOMB 1994), este momento lo conoceremos al no cambiar los pesos en los caracteres (FARRIS 1969) o porque encontramos idénticos árboles (o conjunto de árboles) en al menos dos repesajes sucesivos (Swofford 1993). En la práctica, PAUP 3.11 nos ofrece después de cada búsqueda el número de árboles más parsimoniosos y la longitud de estos. La observación de la invariabilidad de estos parámetros en dos o más repesadas y cálculo del árbol más parsimonioso será suficiente. No obstante deberemos igualmente ver la estructura de los árboles obtenidos.

El conjunto final de árboles depende del peso inicial de cada carácter (O. SEBERG, com. pers.), en nuestro caso $w_{0i}=1$. Otro problema es que no todos los árboles obtenidos son autoconsistentes pues carecen de un criterio de optimización (O. SEBERG, com. pers.).

ANÁLISIS DE LOS CARACTERES: OPTIMIZACIÓN

En cualquier cladograma es de esperar encontrar cierto grado de homoplasia debida a evolución convergente. El cómputo inicial de esta homoplasia nos la ofrecen los diferentes índices de Consistencia, Retención y Homoplasia tratados en el apartado anterior. Como comentamos al describir los criterios de polaridad, en la práctica la homoplasia sólo puede ser detectada tras el análisis de máxima parsimonia (SMITH 1994), para lo cual

revisaremos los diferentes índices obtenidos para cada carácter en el proceso que se denomina “optimización de caracteres” (FARRIS 1970). El cual es el proceso mediante el cual buscamos las posibles asignaciones de estados de carácter a los nodos internos de un árbol minimizando el número de cambios de estado. En general no encontraremos problemas de asignación de estados, pero en los casos de ambigüedad (cuando no existe una solución más parsimoniosa que otra para una rama determinada; es decir, cuando existen varias soluciones igualmente parsimoniosas) deberemos emplear estrategias que encuentren alguna solución aceptable.

Los estados para cada carácter en las ramas apicales vienen dados por la matriz de datos que dio lugar al cladograma. Durante el proceso de búsqueda del árbol más parsimonioso los taxones han sido agrupados maximizando el número de sinapomorfías por lo cual los diferentes clados están formados por taxones que comparten el estado derivado de cierto número de caracteres (sinapomorfías). Así podremos hacer un seguimiento de cada estado de un carácter hacia la raíz del árbol de manera que un nodo que soporte dos ramas con el mismo estado de carácter cada una se le asignará ese estado. En ocasiones esta asignación no será posible pues de un nodo partirán ramas con diferentes estados, se dice entonces que ese carácter es ambiguo para ese nodo (o el internodo inmediatamente anterior). Mirando el árbol en su conjunto podremos encontrar tramos donde la adscripción a un estado concreto no es, en principio, posible.

Para resolver estas ambigüedades en la evolución de un carácter se han desarrollado varios procedimientos. En este sentido encontramos dos hipótesis evolutivas alternativas (SWOFFORD y MADDISON 1987, MADDISON y MADDISON 1991):

- 1.- maximizar el número de convergencias al reducir las transformaciones de un carácter.
- 2.- maximizar el número de reversiones al acelerar las transformaciones de un carácter.

La primera opción enumerada, conocida como DELTRAN (=DELaYed TRAnsformations; SWOFFORD y MADDISON 1987), tiende a alejar los cambios de estado de la raíz del árbol tanto como sea posible y maximiza la proporción de homoplasia debida a paralelismo (KITCHING 1992). La segunda opción es conocida como ACCTran (=ACCelerated TRAnsformations; SWOFFORD y MADDISON 1987) y está basada en el algoritmo de FARRIS 1970. ACCTran maximiza los cambios de estado hacia la raíz del árbol a costa de aumentar el número total de reversiones.

En el presente análisis filogenético minimizaremos el número de veces que un estado derivado de un carácter aparece y permitiremos las reversiones hacia el estado simplesiomórfico. Para lo cual emplearemos la opción ACCTran tanto en MacClade como en PAUP.

ANÁLISIS FILOGENÉTICO DE LA CLASE CTENOCYSTOIDEA

Este es el primer análisis filogenético que se ha efectuado para los representantes de la Clase Ctenocystoidea. En el contexto de un artículo sobre la filogenia de los Carpoideos y Equinodermos basales SMITH (1988), pone de manifiesto la necesidad de un mayor conocimiento de la clase Ctenocystoidea para poder efectuar un análisis cladístico de la misma. El análisis filogenético de la clase Ctenocystoidea ha sido realizado en dos fases analíticas netamente independientes en las que se han analizado las relaciones filogenéticas externas e internas respectivamente.

La primera fase analítica tiene como objetivo analizar las relaciones filogenéticas externas de los Ctenocystoideos en un marco zoológico amplio. Con este propósito se han considerado aquellos taxones que son considerados como más cercanos a este grupo y que forman parte de los Deuterostomos, uno de los grandes grupos zoológicos en que se dividen los organismos triblásticos.

En este primer análisis, los estados de los caracteres se han polarizado según el criterio del grupo externo y con este fin se ha considerado como grupo externo a un protóstomo generalizado y que durante mucho tiempo, en estudios relativamente recientes, estuvo estrechamente vinculado con los deuterostomos. Este análisis recoge datos y resultados de otros dos análisis recientes (PETERSON 1995 y JEFFERIES 1997a) y se desarrolla a la luz del escenario (en el sentido de PATTERSON 1981) del Calcicordado (JEFFERIES 1968, GEE 1996, JEFFERIES y DOMÍNGUEZ 1998)

El segundo análisis realizado tiene como objetivo el establecimiento de las relaciones filogenéticas internas de la Clase Ctenocystoidea, para lo cual se han considerado las especies descritas en el Capítulo Taxonomía a excepción de *Gilcidia viviannae*. El motivo de esta exclusión es doble, por un lado esta especie fue conocida recientemente por el autor (julio de 1998), una vez que los análisis filogenéticos ya habían sido realizados. Sin embargo, el motivo fundamental de esta exclusión se basa en el conocimiento extremadamente fragmentario de esta especie de la que sólo se conoce un osículo. La inclusión

de este taxón en el análisis tan solo habría introducido ruido en el análisis sin mejorar la resolución de ningún nodo.

En este segundo análisis la polarización de los estados de los caracteres se ha realizado igualmente según el criterio del grupo externo. Con este fin se ha usado como grupo externo a *Trochocystites bohemicus*. El motivo de esta elección es que este taxón, tal y como ha quedado plasmado en el análisis de las relaciones filogenéticas externas, es el taxón inmediatamente menos terminal de equinodermos. Por otra parte, entre los carpoideos es precisamente *Trochocystites* el que presenta un mayor número de estructuras anatómicas identificadas como homólogas a las correspondientes en Ctenocystoidea.

ANÁLISIS FILOGENÉTICO EXTERNO DE LA CLASE CTENOCYSTOIDEA

La mayoría de los autores han aceptado la dicotomía entre Protóstomos y Deuteróstomos. Sin embargo, las relaciones internas dentro de cada uno de estos grupos aún son inciertas. Con respecto a los Deuteróstomos, estudios filogenéticos recientes orientados desde distintos criterios (molecular, embriológico, paleontológico, etc.) han ofrecido resultados conflictivos (CRIPPS 1991; SCHRAM 1991; BRUSCA y BRUSCA 1990; RAFF 1996; WILLMER 1990; SCHAEFFER 1987; GANS 1989). En términos generales, parece haber consenso en la monofilia de Cordados y en la de Equinodermos. Sin embargo, hay desacuerdo en la consideración de Hemicordados como grupo monofilético. La monofilia [Cordados+Equinodermos] es ampliamente aceptada, no obstante otros autores, basandose fundamentalmente en datos moleculares, sugieren el clado [Equinodermos+Enteropneustos] (no hay datos moleculares disponibles para Pterobranquios) (WADA y SATOH 1994; TURBEVILLE *et al.* 1993; RAFF 1996). Estudios preliminares basados en rRNA 18S muestran un soporte débil para el clado [Enteropneustos+Cordados] (HOLLAND *et al.* 1991).

En este estudio presentamos el análisis filogenético para establecer las relaciones filogenéticas de la Clase Ctenocystoidea con otros grupos de Deuterostomos. El objetivo perseguido es ubicar a los Ctenocystoideos en un marco general que comprende a los otros grupos de Carpoideos (Soluta, Cornuta, Mitrata y Cincta), a los Equinodermos pentarradiales, a los Hemicordados así como a los Cordados actuales. Como grupo externo consideraremos a los Phoronideos.

El presente análisis utiliza 18 taxones y 65 caracteres morfológicos, fisiológicos y de anatomía externa e interna. Para este estudio partimos de otros previos (PETERSON 1995 [12 taxones x 47 caracteres] y JEFFERIES 1997a [12 taxones x 55 caracteres]) considerandose los caracteres y taxones previamente utilizados en estos trabajos. A estos datos se añadieron 6 taxones (*Coleicarpus*, *Castericystis*, *Trochocystites*, Ctenocystoidea, *Helicoplacus* y *Stromatocystites*) y 10 caracteres.

TAXONES A SISTEMATIZAR Y GRUPO EXTERNO

El análisis filogenético se ha basado en 18 taxones (17 especies en el grupo interno y una en el grupo externo) y una serie de transformación de 65 caracteres. Con estos datos se preparó un archivo NEXUS (SWOFFORD 1990; MADDISON y MADDISON 1992; PAGE 1991) mediante el editor de matrices de MacClade 3.07 (MADDISON y MADDISON 1992). Cuando fue requerido un mayor control sobre los procesos analíticos se modificó el contenido de los diferentes bloques en que se subdivide el archivo NEXUS mediante un procesador de textos convencional.

En el análisis se ha considerado como grupo externo al Phylum Phoronida. Este Phylum, del que se conocen dos géneros y 15 especies, es uno de los tres Phylum de lofoforados. La posición filogenética de los lofoforados (Brachiopoda, Ectoprocta y Phoronida) ha sido y aún resulta ser objeto de debate (WILLMER 1990 pág. 342, BRUSCA y BRUSCA 1990, GEE 1996), si bien parece haber un acuerdo en considerarlos como un grupo monofilético integrado en la radiación de los protostomos (HALANYCH *et al.* 1995 y 1996, CONWAY-MORRIS *et al.* 1996). Las relaciones internas de los lofoforados continua sin resolución objetiva. La elección de Phoronida como grupo externo se encuentra en parte condicionada por ser el grupo externo considerado en los análisis filogenéticos llevados a cabo por PETERSON 1995 y JEFFERIES 1997a, no obstante, dado que es un lofoforado generalizado con grandes vínculos estructurales con los deuterostomos es aquí mantenido como grupo externo.

En el grupo interno hemos considerado taxones representativos del conjunto de los deuterostomos (en el sentido expresado en el capítulo de Evolución según el cual quedan restringidos a Hemicordados, Equinodermos y Cordados). Estos taxones son: Pterobranchia (*Cephalodiscus*), Enteropneusta (*Balanoglossus*, *Saccoglossus*), Tunicata, Acraniata, Craniata, Echinodermata (eleuterozoos actuales), *Dendrocystoides* (Soluta, *D. scoticus*), *Castericystis* (Soluta, *C. vali*), *Coleicarpus* (Soluta, *C. sprinklei*), *Cothurnocystis* (Cornuta, *C. elizae*), *Mitrocystites* (Mitrata Craniata, *M. mitra*), *Lagynocystis* (Mitrata

Acraniata, *L. pyramidalis*), *Anatifopsis* (*Mitrata tunicata*, *A. barrandei*), *Ctenocystoidea* (*Ctenocystis utahensis*, *Trochocystites* (*Cincta*, *T. bohemicus*), *Helicoplacus* (*Helicoplacoidea*) y *Stromatocystites* (*Edrioasteroidea*).

En la actualidad existe una tendencia entre los cladistas en considerar como taxones a analizar tan sólo aquellos con rango de especie o subespecie (M. COCA ABIA, com. pers.), desestimándose aquellos de mayor rango taxonómico. En esta ocasión, y siguiendo el criterio de PETERSON 1995 y JEFFERIES 1997a, consideraremos algunas especies junto a taxones de mayor rango que engloban un cierto número de especies. Obviamente, sería deseable trabajar con especies emblemáticas como representantes de la variabilidad interna de los taxones supraespecíficos en los que se incluyen. El motivo es que nuestro objetivo es el establecimiento de relaciones evolutivas entre taxones de alto rango de deuterostomos como un marco general en el que ubicar a los Ctenocystoideos. En este contexto, debemos emplear taxones generalizados ya que como señala CONWAY MORRIS 1994 el establecimiento de relaciones evolutivas entre taxones de alto rango mediante técnicas cladistas basadas en caracteres morfológicos está sujeto al establecimiento apropiado de homologías. Además en este trabajo consideramos básicamente caracteres “morfológicos” dado que son los únicos disponibles para los fósiles estudiados. En la actualidad hay una tendencia por parte de los biólogos moleculares en menospreciar los datos “morfológicos”, empleando tan solo aquellos que se corresponden a secuenciación de material genético. Nosotros creemos que esta postura es errónea y que lo ideal es la llamada “evidencia total” (SMITH 1994) que engloba datos “morfológicos”, moleculares, etc.

DESCRIPCIÓN DE LAS SERIES DE TRANSFORMACIÓN DE LOS CARACTERES

Para el análisis filogenético de las relaciones filogenéticas externas de la Clase Ctenocystoidea se han considerado un total de 65 caracteres. Como el objetivo de este análisis no es sistemático sino exclusivamente filogenético, no se han introducido autapomorfias con el objetivo de separar los taxones en las ramas terminales tal (M. COCA ABIA, com. pers.) y como se realizará en el

análisis filogenético interno. Todos los caracteres empleados son filogenéticamente informativos, habiéndose excluido aquellos caracteres empleados en análisis anteriores (PETERSON 1995 y JEFFERIES 1997a) que no lo eran. Muchos de los caracteres se han desdoblado en caracteres subsidiarios, de esa manera se minimiza el riesgo de considerar a priori homoplasias.

Con estos datos se preparó un archivo NEXUS (SWOFFORD 1990; MADDISON y MADDISON 1992; PAGE 1991) mediante el editor de matrices de MacClade 3.1.1 (MADDISON y MADDISON 1992). Cuando fue requerido un mayor control sobre los procesos analíticos se modificó el contenido de los diferentes bloques en que se subdivide el archivo NEXUS mediante un procesador de textos convencional. Algunos de los caracteres expresan características del desarrollo, metabolismo e histología de los taxones considerados, estos caracteres serán obviamente codificados como desconocidos (?) para aquellos taxones extinguidos cuyo conocimiento está basado exclusivamente en el estudio de ejemplares fósiles. Cuando un taxon puede presentar dos estados de un carácter indistintamente, este se ha codificado como posible (=ambos). Esta codificación se ha realizado situando los estados posibles entre llaves (“{” y “}”) según la notación NEXUS.

Carácter 1: Poro del protocele (PETERSON 1995, carácter 3; JEFFERIES 1996, carácter 3).

El protocele no presenta poro (Estado 0); el protocele presenta un poro (Estado 1); ausencia de protocele (Estado 2).

Los Phoronidos presentan un protocele anterior a la boca en el seno del epistoma que carece de conexión alguna con el medio externo (Estado 0). Los Hemicordados presentan un protocele que mediante un poro se comunica con el medio externo (Estado 1). En equinodermos actuales, el protocele presenta un poro (hidroporo) que comunica el protocele izquierdo (el derecho en formas patológicas) con el medio

externo (Estado1). El hidroporo ha sido identificado en numerosos fósiles y con frecuencia se encuentra asociado con el gonoporo en una abertura externa única, si bien los canales son independientes (canal petreo y gonoducto respectivamente). Tal es el caso de *Stromatocystites* (PAUL y SMITH 1984; SMITH 1986), *Ctenocystoideos* (ROBISON y SPRINKLE 1969), y *Cincta* (FRIEDRICH 1993, GIL y DOMÍNGUEZ 1995a y b)) (Estado 1). En *Helicoplacus* ocupa una posición similar entre los ambulacros posteriores (PAUL y SMITH 1984) (Estado 1). En *Dendrocystoides* el hidroporo se encuentra separado de los gonoporos que son múltiples (JEFFERIES 1990) (Estado 1). En *Colicarpus* y *Castericystis* se han descrito dos poros separados situados cerca de la base del brazo anterior que DALEY 1995 y 1996 identifica como probables gonoporo e hidroporo, JEFFERIES 1997a y b señala que la naturaleza de esos poros (bien sean hidroporo, gonoporo, hendidura branquial o alguna combinación de algunos de estos) no ha sido establecida apropiadamente. En cualquier caso, aunque identificación positiva de cualquiera de estos dos poros como hidroporo, si podemos hablar de la existencia en estos dos taxones de un hidroporo cercano al brazo (ambulacro) al igual que ocurre en *Cincta*, *Ctenocystoidea*, *Dendrocystoides* y *Stromatocystites* (Estado 1). En los cordados actuales no se ha identificado el protocele y más concretamente en Tunicados el único celoma es el pericardio (PETTERSON 1995 y JEFFERIES 1997a) (Estado 2). En Mitrata (*Lagynocystis*, *Mitrocystella* y *Anatifopsis*) no se ha identificado (ver JEFFERIES 1986) (Estado 2). Finalmente, respecto a los Cornuta tan sólo se ha identificado en *Ceratocystis* (JEFFERIES 1969, 1986), por lo que *Cothurnocystis*, el único cornuta considerado en este análisis carece de él (Estado 2).

Este Carácter esta polarizado según el criterio del grupo externo (estado 0) pero es desordenado por desconocer la secuencia evolutiva de los estados apomórficos 1 y 2. Aplicamos el criterio de parsimonia de Fitch.

Carácter 2: Interiorización del protosoma (PETERSON 1995, carácter 38; JEFFERIES 1997a, carácter 43).

El axocele (=protocele) se sitúa en el extremo anterior del cuerpo donde externamente conforma una estructura somática bien diferenciable (segmento prosomal) (Estado 0); el protocele ha dejado de conformar una estructura visible externamente y se ha interiorizado, el protocele se ha reducido o incluso desaparecido (Estado 1).

El segmento prosomal es reconocible en Pterobranquios como un escudo cefálico en cuyo interior se encuentra un protocele bien desarrollado (Estado 0). En Enteropneustos el protosoma forma la proboscide, en su interior se encuentra el protocele (Estado 0). En los Phoronideos el axocele forma el epistoma (Estado 0), si bien su existencia ha sido objeto de debate al no ser fácilmente reconocible en los adultos; en otros lofoforados el epistoma llega a ser difícil de identificar positivamente incluso en los estados larvarios, no habiendo sido identificado en briozoos (WILLMER 1990). En los demás taxones considerados, el prosoma no es reconocible, llegando incluso a no aparecer el axocele durante la ontogenia, que de estar presente siempre es interno (Estado 1).

Este carácter está polarizado por ser el estado 0 plesiomórfico (compartido con el grupo externo); es ordenado por tratarse de un carácter binario. Criterio de parsimonia de Wagner.

Carácter 3: conductos en el mesocele.

Ausencia de conductos en el mesocele (Estado 0); presencia de conductos (Estado 1). Carácter subsidiario del carácter 4.

Este carácter está polarizado por ser el estado 0 plesiomórfico (compartido con el grupo externo); es ordenado por tratarse de un carácter binario. Criterio de parsimonia de Wagner.

Carácter 4: comunicación de los conductos del mesocele (PETERSON 1995, carácter 6; JEFFERIES 1997a, carácter 6).

Conductos del mesocele ausentes (Estado 0); presencia de un conducto que comunica el mesocele con el protocele (Estado 1); presencia de conductos pareados que comunican directamente el mesocele con el exterior (Estado 2).

Este Carácter esta polarizado según el criterio del grupo externo (estado 0) pero es desordenado por desconocer la secuencia evolutiva de los estados apomórficos 1 y 2. Aplicamos el criterio de parsimonia de Fitch.

Carácter 5: apéndice caudal post-anal (PETERSON 1995, carácter 7 *pro parte*; JEFFERIES 1997a, carácter 7)

Ausencia de apéndice caudal post-anal (Estado 0); presencia de un apéndice caudal post-anal (Estado 1)

El pedúnculo de los equinodermos pelmatozoos es una modificación de las paredes corporales en la que interviene el somatocele derecho y no el izquierdo por lo que no puede ser considerado homólogo al pedúnculo de *Cephalodiscus*. En pelmatozoos primitivos como *Gogia*, el pedúnculo no es más que un adelgazamiento aboral de la teca en cuyo extremo se encontraba un disco de fijación. La aparición de pedúnculos delgados y bien diferenciados del cuerpo (=teca) se ha producido a partir de la pared corporal extraxial imperforada (MOOI y DAVID 1997) de forma independiente en diversas estirpes de pelmatozoos (v.g. Sphaeronitida, Crinoidea, Hemicosmitida). Los Equinodermos actuales carecen de apéndice caudal, al igual que *Stromatocystites* y los Helicoplacoideos (Estado 0).

La homología entre el apéndice caudal de tunicados o de un soluta con el apéndice de un Pterobranquio es incierta (JEFFERIES 1997);

cierto es que ocupan la misma posición topológica, sin embargo la estructura neural en estos grupos es bien diferente quizás debido a la asociación en cordados con procesos de gastrulación-neurulación asociados con la notocorda, la cual no existe en Hemicordados. Es posible que una futura caracterización de los genes *Hox* permita establecer firmemente la homología entre los apéndices caudales de Cordados y el pedúnculo de Pterobranquios. En cualquier caso, ya que topológicamente el apéndice caudal post-anal presenta una posición equivalente en Pterobranquios y Cordados les asignamos el Estado 1. Los adultos de Enteropneustos no presentan apéndice postanal, pero sí sus larvas (BURDON-JONES 1952) (Estado 1). *Trochocystites* presenta un apéndice caudal homólogo al de los Soluta (Estado 1); sin embargo en Ctenocystoideos este no se encuentra.

Este carácter está polarizado por ser el estado 0 plesiomórfico (compartido con el grupo externo); es ordenado por tratarse de un carácter binario. Criterio de parsimonia de Wagner.

Carácter 6: Zonación del apéndice caudal.

Ausencia de apéndice caudal (Estado 0); el apéndice caudal no se encuentra diferenciado en porciones (Estado 1); el apéndice caudal se encuentra diferenciado en tres regiones bien diferenciadas según el patrón Cornuta-Soluta (Estado 2), el apéndice caudal se encuentra diferenciado en tres regiones según el patrón Mitrata (Estado 3).

Este Carácter está polarizado según el criterio del grupo externo (estado 0) pero es desordenado por desconocer la secuencia evolutiva de los estados apomórficos 1 y 2. Aplicamos el criterio de parsimonia de Fitch.

Carácter 7: Contratorsión de la cola distal.

Ausencia de cola (Estado 0); ausencia de contratorsión en la porción distal de la cola (Estado 1); presencia de contratorsión en la cola distal (Estado 2) ausencia de porción distal de la cola (Estado 3).

La ausencia de porción distal de la cola (estado 3) no es homóloga a la ausencia de cola (estado 0); este carácter es subsidiario del anterior. Phoronida, Ctenocistoideos, Helicoplacoideos, *Stromatocystites* y los Equinodermos pentaradiales carecen de cola (estado 0). Pterobranquia, Enteropneusta, *Coleicarpus* y los Cincta presentan una cola sin diferenciaciones axiales y sin contratorsion. La cara derecha de las colas de *Coleicarpus* y Cincta son homólogas a la cara dorsal de las colas de los Hemicordados y no presentan contratorsión que corrija la condición postdextotética (estado 2). Los Mitrados, si bien presentan una cola diferenciada axialmente, estas porciones son homólogas a la cola proximal de Soluta y Cornuta (JEFFERIES 1986), careciendo pues de porción distal de la cola (estado 3).

Este Carácter está polarizado según el criterio del grupo externo (estado 0) pero es desordenado por desconocer la secuencia evolutiva de los estados apomórficos 1, 2 y 3. Aplicamos el criterio de parsimonia de Fitch.

Carácter 8: Contratorsión de la cola proximal.

Ausencia de cola (estado 0); ausencia de contratorsión en la cola proximal (cola tipo Soluta-Cornuta) (Estado 1); presencia de contratorsión en la cola proximal (cola tipo Soluta-Cornuta) (Estado 2).

Este Carácter está polarizado según el criterio del grupo externo (estado 0) pero es desordenado por desconocer la secuencia evolutiva de los estados apomórficos 1 y 2. Aplicamos el criterio de parsimonia de Fitch.

Carácter 9: Adultos fijos al sustrato mediante el extremo del apéndice caudal.

Ausencia de cola (Estado 0); apéndice caudal libre (Estado 1); fijación al sustrato mediante un extremo adhesivo apéndice caudal (Estado 2).

Phoronídeos, Ctenocystoídeos, Helicoplacoídeos, *Stromatocystites* y los Equinodermos pentámeros carecen de cola (Estado 0). Los Pterobranquios presentan en el extremo del péndice caudal post-anal un área adherente distal en forma de ventosa (Estado 1). *Coleicarpus* presenta así mismo un área distal discoidal con el que se fijaba a objetos duros (UBAGHS y ROBISON 1985, DALEY 1996). El resto de los taxones considerados carecen de estructuras adhesivas en el apéndice caudal.

Este Carácter está polarizado según el criterio del grupo externo (estado 0) pero es desordenado por desconocer la secuencia evolutiva de los estados apomórficos 1 y 2. Aplicamos el criterio de parsimonia de Fitch.

Carácter 10: Apéndice caudal cilíndrico.

Ausencia de apéndice caudal (Estado 0), el apéndice caudal tiene sección cilíndrica (Estado 1), el apéndice caudal tiene sección oblonga, comprimido lateralmente (Estado 2).

Este Carácter está polarizado según el criterio del grupo externo (estado 0) pero es desordenado por desconocer la secuencia evolutiva de los estados apomórficos 1 y 2. Aplicamos el criterio de parsimonia de Fitch.

Carácter 11: Juveniles fijos al sustrato mediante el extremo del apéndice caudal.

Ausencia de cola (Estado 0); los juveniles se fijan al sustrato mediante un extremo adhesivo apéndice caudal (Estado 1); los juveniles presentan un apéndice caudal libre (Estado 2).

Las larvas de Enteropneustos presentan un apéndice (cola postanal) con la que se fijan al sustrato (WILLMER 1990) (estado 1). Las larvas y/o juveniles de los taxones fósiles considerados, a excepción de *Castericystis* y *Coleicarpus*, son desconocidas y codificadas como tales (?). Con respecto a los Cineta, son conocidos especímenes de *Trochocystites* de tamaño muy pequeño (4 mm) con colas libres similares a las del adulto (especímenes de talla grande) que son interpretados como juveniles; (Estado 2). Las larvas de los cordados actuales son libres (Estado 2).

Este Carácter esta polarizado según el criterio del grupo externo (estado 0) pero es desordenado por desconocer la secuencia evolutiva de los estados apomórficos 1 y 2. Aplicamos el criterio de parsimonia de Fitch.

Carácter 12: Notocorda (PETERSON 1995, carácter 7 *pro parte*; JEFFERIES 1997a, carácter 8).

Ausente (Estado 0); presente (Estado 1)

Este carácter esta polarizado por ser el estado 0 plesiomórfico (compartido con el grupo externo); es ordenado por tratarse de un carácter binario. Criterio de parsimonia de Wagner.

Carácter 13: Estiloide con dos láminas (PETERSON 1995, carácter 7 *pro parte*; JEFFERIES 1997a, carácter 9).

Ausente (Estado 0); presente (Estado 1).

Este carácter esta polarizado por ser el estado 0 plesiomórfico

(compartido con el grupo externo); es ordenado por tratarse de un carácter binario. Criterio de parsimonia de Wagner.

Carácter 14: Estomocordio (=Bolsa de Seessel; *non* notocorda) (PETERSON 1995, carácter 8; JEFFERIES 1997a, carácter 10).

Ausente (Estado 0); presente (Estado 1).

Este carácter esta polarizado por ser el estado 0 plesiomórfico (compartido con el grupo externo); es ordenado por tratarse de un carácter binario. Criterio de parsimonia de Wagner.

Carácter 15: Hendidura o hendiduras branquiales izquierdas (PETERSON 1995, carácter 9 *pro parte*; JEFFERIES 1997a, carácter 11).

Hendidura o hendiduras branquiales izquierdas ausentes (Estado 0); presente o presentes (Estado 1).

Este carácter esta polarizado por ser el estado 0 plesiomórfico (compartido con el grupo externo); es ordenado por tratarse de un carácter binario. Criterio de parsimonia de Wagner.

Carácter 16: número de hendiduras branquiales (PETERSON 1995, carácter 9 *pro parte*; JEFFERIES 1997a, carácter 12 modificado).

Sin hendiduras branquiales (Estado 0); una hendidura branquial izquierda (Estado 1); más de una hendidura branquial (Estado 2).

Este Carácter esta polarizado según el criterio del grupo externo (estado 0) pero es desordenado por desconocer la secuencia evolutiva de los estados apomórficos 1 y 2. Aplicamos el criterio de parsimonia de Fitch.

Carácter 17: Aparición de las hendiduras branquiales durante la ontogenia (PETERSON 1995, carácter 9 *pro parte*; JEFFERIES 1997a, carácter 13).

Sin hendiduras branquiales (Estado 0); las hendiduras branquiales izquierdas no aparecen en sentido antero-posterior durante la ontogenia (Estado 1); las hendiduras branquiales izquierdas aparecen en sentido antero-posterior durante la ontogenia (Estado 2).

Este Carácter esta polarizado según el criterio del grupo externo (estado 0) pero es desordenado por desconocer la secuencia evolutiva de los estados apomórficos 1 y 2. Aplicamos el criterio de parsimonia de Fitch.

Carácter 18: Hendiduras branquiales derechas (PETERSON 1995, carácter 9 *pro parte*; JEFFERIES 1997a, carácter 14 modificado).

Hendidura o hendiduras branquiales derechas ausentes (Estado 0); hendidura o hendiduras branquiales derechas (predexiotetica/s) presente o presentes (Estado 1), hendidura o hendiduras branquiales derechas (postdexiotetica/s) presente o presentes (Estado 2).

Según la teoría del Dexiothetica (JEFFERIES 1969, 1986) las hendiduras branquiales derechas se pierden (condición postdexiotética). Los Mitrata desarrollan hendiduras branquiales derechas (postdexiotéticas) que no son homólogas con las existentes en Hemicordados (condición predexiotética). Por lo tanto, aquí son tratadas como estados independientes.

Este Carácter esta polarizado según el criterio del grupo externo (estado 0) pero es desordenado por desconocer la secuencia evolutiva de los estados apomórficos 1 y 2. Aplicamos el criterio de parsimonia de Fitch.

Carácter 19: número de hendiduras branquiales derechas (PETERSON 1995, carácter 9 *pro parte*; JEFFERIES 1997a, carácter 15).

Hendiduras branquiales derechas ausentes (Estado 0), sólo una hendidura branquial derecha (Estado 1); dos o más hendiduras branquiales derechas predexiotéticas (Estado 2), dos o más hendiduras branquiales derechas postdexiotéticas (Estado 3).

Lagynocystis presenta una serie de barras branquiales en el interior de la cabeza (estado 3). *Jaekelocarpus*, una especie muy próxima a *Anatifopsis*, presenta igualmente evidencias de barras branquiales (KOLATA *et al.* 1991, JEFFERIES 1997a) por lo que este carácter en *Anatifopsis* es codificado como estado 3. *Mitrocystella* presenta unas cavidades atriales (derecha e izquierda) a las que desembocan un número indeterminado de hendiduras branquiales, por lo tanto este carácter es codificado como desconocido (?) en este taxon.

Este Carácter esta polarizado según el criterio del grupo externo (estado 0) pero es desordenado por desconocer la secuencia evolutiva de los estados apomórficos 1, 2 y 3. Aplicamos el criterio de parsimonia de Fitch.

Carácter 20: hendiduras branquiales terciarias (PETERSON 1995, carácter 9 *pro parte*; JEFFERIES 1997a, carácter 15).

Hendiduras branquiales terciarias ausentes (Estado 0); presentes (Estado 1).

Este carácter esta polarizado por ser el estado 0 plesiomórfico (compartido con el grupo externo); es ordenado por tratarse de un carácter binario. Criterio de parsimonia de Wagner.

Carácter 21: Origen de las hendiduras branquiales derechas (secundarias)

(PETERSON 1995, carácter 9 *pro parte*; JEFFERIES 1997a, carácter 17).

Hendiduras branquiales ausentes (Estado 0), solo con hendiduras branquiales primarias secundarias ausentes (Estado 1), las hendiduras branquiales secundarias derechas se originan en sentido antero-posterior durante la ontogenia (Estado 2); no se originan en sentido anteroposterior (Estado 3).

Este carácter es subsidiario del carácter 19.

Este carácter esta polarizado por ser el estado 0 plesiomórfico (compartido con el grupo externo); es ordenado por tratarse de un carácter binario. Criterio de parsimonia de Wagner.

Carácter 22: Cordón nervioso dorsal (PETERSON 1995, carácter 10; JEFFERIES 1997a, carácter 18).

Cordón nervioso asociado al surco dorsal de tipo cordado ausentes (Estado 0); presentes (Estado 1).

Este carácter esta polarizado por ser el estado 0 plesiomórfico (compartido con el grupo externo); es ordenado por tratarse de un carácter binario. Criterio de parsimonia de Wagner.

Carácter 23: Vesícula madreporica (corazón) (PETERSON 1995, carácter 12; JEFFERIES 1997a, carácter 19).

Ausente (Estado 0); presente (Estado 1)

Este carácter esta polarizado por ser el estado 0 plesiomórfico (compartido con el grupo externo); es ordenado por tratarse de un carácter binario. Criterio de parsimonia de Wagner.

Carácter 24: mesocele izquierdo (PETERSON 1995, carácter 13 *pro parte*; JEFFERIES 1997a, carácter 20).

Mesocelo izquierdo presente (Estado 0); ausente (Estado 1)

Este carácter está polarizado por ser el estado 0 plesiomórfico (compartido con el grupo externo); es ordenado por tratarse de un carácter binario. Criterio de parsimonia de Wagner.

Carácter 25: mesocele derecho (PETERSON 1995, carácter 13 *pro parte*; JEFFERIES 1997a, carácter 21).

Mesocelo derecho presente (Estado 0); ausente (Estado 1)

Este carácter está polarizado por ser el estado 0 plesiomórfico (compartido con el grupo externo); es ordenado por tratarse de un carácter binario. Criterio de parsimonia de Wagner.

Carácter 26: Tentáculos del mesocelo izquierdo (PETERSON 1995, carácter 13 *pro parte*; JEFFERIES 1997a, carácter 22).

Mesocelo izquierdo tentaculado (con pies ambulacrales) (Estado 0); ausentes (Estado 1).

En enteropneustos este carácter es codificado como “ambos” ({01}) ya que en lophoenteropneustos existen brazos mesosomales (GAGE y TYLER 1991), si bien la condición más común en este grupo es la ausencia de tentáculos.

Este carácter está polarizado por ser el estado 0 plesiomórfico (compartido con el grupo externo); es ordenado por tratarse de un carácter binario. Criterio de parsimonia de Wagner.

Carácter 27: Tentáculos en el mesocele derecho (PETERSON 1995, carácter 13 *pro parte*; JEFFERIES 1997a, carácter 23).

Tentáculos presentes en el mesocele derecho presente (Estado 0); ausentes (Estado 1).

Al igual que en el carácter anterior, En enteropneustos este carácter es codificado como "ambos" ({01}).

Este carácter esta polarizado por ser el estado 0 plesiomórfico (compartido con el grupo externo); es ordenado por tratarse de un carácter binario. Criterio de parsimonia de Wagner.

Carácter 28: Presencia de sistema ambulacral.

Ausente (Estado 0), presente (Estado 1).

Los caracteres 28, 29, 30, 31 y 32, Así como el carácter 33 son subsidiarios de este.

Este carácter esta polarizado por ser el estado 0 plesiomórfico (compartido con el grupo externo); es ordenado por tratarse de un carácter binario. Criterio de parsimonia de Wagner.

Carácter 29: Sistema ambulacral birrameo.

Con una rama o ausente (Estado 0) con al menos dos ramas (=birrameo) (Estado 1).

Este carácter esta polarizado por ser el estado 0 plesiomórfico (compartido con el grupo externo); es ordenado por tratarse de un carácter binario. Criterio de parsimonia de Wagner.

Carácter 30: Sistema ambulacral birrameo simétrico.

Sistema ambulacral ausente, con una rama o dos desiguales (Estado 0); con al menos dos ramas, simétricas y similares, situadas a la derecha e izquierda (postdextotheticas) de la boca (Estado 1)

Este carácter está polarizado por ser el estado 0 plesiomórfico (compartido con el grupo externo); es ordenado por tratarse de un carácter binario. Criterio de parsimonia de Wagner.

Carácter 31: Sistema ambulacral trirameo.

Sistema ambulacral ausente o con menos de tres ramas (Estado 0); con al menos tres ramas (Estado 1).

Este carácter está polarizado por ser el estado 0 plesiomórfico (compartido con el grupo externo); es ordenado por tratarse de un carácter binario. Criterio de parsimonia de Wagner.

Carácter 32: Sistema ambulacral según el patrón 2-1-2.

Con menos de cinco ramas (incluye las derivadas de la bifurcación de las ramas principales laterales) (Estado 0); con cinco ramas (incluye las derivadas de la bifurcación de las ramas principales laterales [patrón 2-1-2]) (Estado 1).

Este carácter está polarizado por ser el estado 0 plesiomórfico (compartido con el grupo externo); es ordenado por tratarse de un carácter binario. Criterio de parsimonia de Wagner.

Carácter 33: Ambulacros yacentes.

Si existe sistema ambulacral, se dispone exclusivamente externo al cuerpo (Estado 0); los ambulacros se disponen sobre la superficie corporal cercana a la boca (ambulacros yacentes) (Estado 1).

Este carácter esta polarizado por ser el estado 0 plesiomórfico (compartido con el grupo externo); es ordenado por tratarse de un carácter binario. Criterio de parsimonia de Wagner.

Carácter 34: posición de la boca (PETERSON 1995, carácter 14; JEFFERIES 1997a, carácter 24).

Boca anterior y ventral (Estado 0); boca dorsal y media (Estado 1); boca anterior y a la derecha (estado 2); boca anterior y a la izquierda (Estado 3).

Este Carácter esta polarizado según el criterio del grupo externo (estado 0) pero es desordenado por desconocer la secuencia evolutiva de los estados apomórficos 1, 2 y 3. Aplicamos el criterio de parsimonia de Fitch.

Carácter 35: Posición del ano (PETERSON 1995, carácter 15 *pro parte*; JEFFERIES 1997a, carácter 25).

Ano en posición predexiotética dorsal y anterior (Estado 0); ano en otra posición diferente (Estado 1).

Este carácter esta polarizado por ser el estado 0 plesiomórfico (compartido con el grupo externo); es ordenado por tratarse de un carácter binario. Criterio de parsimonia de Wagner.

Carácter 36: Posición del ano (PETERSON 1995, carácter 15 *pro parte*; JEFFERIES 1997a, carácter 26).

Ano en posición predexiotética dorsal (Estado 0); ano en posición post-dexiotética derecha (Estado 1); ano en posición post-dexiotética izquierda (Estado 2); ano en posición post-dexiotética ventral (Estado 3).

Este Carácter esta polarizado según el criterio del grupo externo (estado 0) pero es desordenado por desconocer la secuencia evolutiva de los estados apomórficos 1, 2 y 3. Aplicamos el criterio de parsimonia de Fitch.

Carácter 37: Células multiciliadas (PETERSON 1995, carácter 16; JEFFERIES 1997a, carácter 27).

Ausentes (Estado 0); presentes (Estado 1).

Este carácter esta polarizado por ser el estado 0 plesiomórfico (compartido con el grupo externo); es ordenado por tratarse de un carácter binario. Criterio de parsimonia de Wagner.

Carácter 38: Larva primaria con neotroca (PETERSON 1995, carácter 17; JEFFERIES 1997a, carácter 28).

Presente(Estado 0); ausente (Estado 1).

Este carácter esta polarizado por ser el estado 0 plesiomórfico (compartido con el grupo externo); es ordenado por tratarse de un carácter binario. Criterio de parsimonia de Wagner.

Carácter 39: canal Neuroenterico (PETERSON 1995, carácter 20; JEFFERIES 1997a, carácter 29).

Ausente (Estado 0); presente (Estado 1).

Este carácter esta polarizado por ser el estado 0 plesiomórfico (compartido con el grupo externo); es ordenado por tratarse de un carácter binario. Criterio de parsimonia de Wagner.

Carácter 40: Endostilo (PETERSON 1995, carácter 21; JEFFERIES 1997a, carácter 30).

Ausente (Estado 0); presente (Estado 1).

Este carácter esta polarizado por ser el estado 0 plesiomórfico (compartido con el grupo externo); es ordenado por tratarse de un carácter binario. Criterio de parsimonia de Wagner.

Carácter 41: Uniones capilares abiertas (PETERSON 1995, carácter 23; JEFFERIES 1997a, carácter 31).

Ausentes (Estado 0); presentes (Estado 1).

Este carácter esta polarizado por ser el estado 0 plesiomórfico (compartido con el grupo externo); es ordenado por tratarse de un carácter binario. Criterio de parsimonia de Wagner.

Carácter 42: Somitas (PETERSON 1995, carácter 26; JEFFERIES 1997a, carácter 32).

Ausentes (Estado 0); presentes (Estado 1).

Este carácter esta polarizado por ser el estado 0 plesiomórfico (compartido con el grupo externo); es ordenado por tratarse de un carácter binario. Criterio de parsimonia de Wagner.

Carácter 43: Vesícula cerebral o prosencefalo (PETERSON 1995, carácter 31; JEFFERIES 1997a, carácter 33).

Ausente (Estado 0); presente (Estado 1).

Este carácter esta polarizado por ser el estado 0 plesiomórfico (compartido con el grupo externo); es ordenado por tratarse de un

carácter binario. Criterio de parsimonia de Wagner.

Carácter 44: Sinapsis axosomáticas (PETERSON 1995, carácter 32; JEFFERIES 1997a, carácter 34).

Ausente (Estado 0); presente (Estado 1).

Este carácter esta polarizado por ser el estado 0 plesiomórfico (compartido con el grupo externo); es ordenado por tratarse de un carácter binario. Criterio de parsimonia de Wagner.

Carácter 45: Linfocitos y reacciones inmunitarias (PETERSON 1995, carácter 34; JEFFERIES 1996, carácter 35).

Ausente (Estado 0); presente (Estado 1).

Este carácter esta polarizado por ser el estado 0 plesiomórfico (compartido con el grupo externo); es ordenado por tratarse de un carácter binario. Criterio de parsimonia de Wagner.

Carácter 46: Atrios derecho e izquierdo (PETERSON 1995, carácter 35 *pro parte*; JEFFERIES 1997a, carácter 36).

Atrios derecho e izquierdo ausente (Estado 0); atrios derecho e izquierdo presentes (Estado 1).

Este carácter esta polarizado por ser el estado 0 plesiomórfico (compartido con el grupo externo); es ordenado por tratarse de un carácter binario. Criterio de parsimonia de Wagner.

Carácter 47: Atrio medio (PETERSON 1995, carácter 35 *pro parte*; JEFFERIES 1997a, carácter 37).

Atrio medio ausente (Estado 0); atrio medio presente (Estado 1).

Este carácter esta polarizado por ser el estado 0 plesiomórfico (compartido con el grupo externo); es ordenado por tratarse de un carácter binario. Criterio de parsimonia de Wagner.

Carácter 48: apertura de los atrios derecho e izquierdo (PETERSON 1995, carácter 35 *pro parte*; JEFFERIES 1997a, carácter 38).

si existen, los atrios derecho e izquierdo no abiertos dorsalmente en la linea media (Estado 0); atrios derecho e izquierdo abiertos dorsalmente en la linea media (Estado 1).

Este carácter esta polarizado por ser el estado 0 plesiomórfico (compartido con el grupo externo); es ordenado por tratarse de un carácter binario. Criterio de parsimonia de Wagner.

Carácter 49: Atrios a la derecha y a la izquierda de la faringe (PETERSON 1995, carácter 35 *pro parte*; JEFFERIES 1997a, carácter 39).

Atrios, si existen, no situados a la derecha y a la izquierda de la faringe (Estado 0); atrios situados a la derecha y a la izquierda de la faringe (Estado 1).

Este carácter esta polarizado por ser el estado 0 plesiomórfico (compartido con el grupo externo); es ordenado por tratarse de un carácter binario. Criterio de parsimonia de Wagner.

Carácter 50: Atrioporo medio ventral (PETERSON 1995, carácter 35 *pro parte*; JEFFERIES 1997a, carácter 40).

Ausente (Estado 0); presente (Estado 1).

Este carácter esta polarizado por ser el estado 0 plesiomórfico (compartido con el grupo externo); es ordenado por tratarse de un carácter binario. Criterio de parsimonia de Wagner.

Carácter 51: Estereoma (PETERSON 1995, carácter 36; JEFFERIES 1997a, carácter 41).

Ausente (Estado 0); presente (Estado 1).

Este carácter esta polarizado por ser el estado 0 plesiomórfico (compartido con el grupo externo); es ordenado por tratarse de un carácter binario. Criterio de parsimonia de Wagner.

Carácter 52: Desarrollo asimétrico (PETERSON 1995, carácter 37; JEFFERIES 1997a, carácter 42).

Ausente (Estado 0); presente (Estado 1).

Este carácter esta polarizado por ser el estado 0 plesiomórfico (compartido con el grupo externo); es ordenado por tratarse de un carácter binario. Criterio de parsimonia de Wagner.

Carácter 53: Cavidad bucal (PETERSON 1995, carácter 39; JEFFERIES 1997a, carácter 44).

Ausente (Estado 0); presente en el área del somita mandibular izquierdo (Estado1); presente, medial y simétrica (Estado 2).

Este Carácter esta polarizado según el criterio del grupo externo (estado 0) pero es desordenado por desconocer la secuencia evolutiva de los estados apomórficos 1 y 2. Aplicamos el criterio de parsimonia de Fitch.

Carácter 54: Epicardio izquierdo (PETERSON 1995, carácter 41 *pro parte*; JEFFERIES 1997a, carácter 45).

Epicardio izquierdo ausente (Estado 0); epicardio izquierdo presente (Estado 1).

Este carácter esta polarizado por ser el estado 0 plesiomórfico (compartido con el grupo externo); es ordenado por tratarse de un carácter binario. Criterio de parsimonia de Wagner.

Carácter 55: Epicardio derecho (PETERSON 1995, carácter 41 *pro parte*; JEFFERIES 1997a, carácter 46).

Epicardio derecho ausente (Estado 0); epicardio derecho presente (Estado 1).

Este carácter esta polarizado por ser el estado 0 plesiomórfico (compartido con el grupo externo); es ordenado por tratarse de un carácter binario. Criterio de parsimonia de Wagner.

Carácter 56: Epicardio izquierdo y derecho (PETERSON 1995, carácter 41 *pro parte*; JEFFERIES 1997a, carácter 47).

Epicardio izquierdo y derecho no divididos total o parcialmente por las hendiduras branquiales (Estado 0);Epicardio izquierdo y derecho divididos total o parcialmente por las hendiduras branquiales (Estado 1).

Este carácter esta polarizado por ser el estado 0 plesiomórfico (compartido con el grupo externo); es ordenado por tratarse de un carácter binario. Criterio de parsimonia de Wagner.

Carácter 57: Cerebro (PETERSON 1995, carácter 42 *pro parte*; JEFFERIES 1997a, carácter 48).

Ausente (Estado 0); presente (Estado 1).

Este carácter esta polarizado por ser el estado 0 plesiomórfico (compartido con el grupo externo); es ordenado por tratarse de un carácter binario. Criterio de parsimonia de Wagner.

Carácter 58: Cerebro (PETERSON 1995, carácter 42 *pro parte*; JEFFERIES 1997a, carácter 49).

Cerebro no bipartito (Estado 0); bipartito (Estado 1).

Este carácter esta polarizado por ser el estado 0 plesiomórfico (compartido con el grupo externo); es ordenado por tratarse de un carácter binario. Criterio de parsimonia de Wagner.

Carácter 59: Complejo trigémino: ganglio izquierdo (PETERSON 1995, carácter 43 *pro parte*; JEFFERIES 1997a, carácter 50).

Ganglio izquierdo del trigémino (cuerpo piriforme) ausente (Estado 0); Ganglio izquierdo del trigémino (cuerpo piriforme) presente (Estado 1).

Este carácter esta polarizado por ser el estado 0 plesiomórfico (compartido con el grupo externo); es ordenado por tratarse de un carácter binario. Criterio de parsimonia de Wagner.

Carácter 60: Complejo trigémino: ganglio derecho (PETERSON 1995, carácter 43 *pro parte*; JEFFERIES 1997a, carácter 51).

Ganglio derecho del trigémino (cuerpo piriforme) ausente (Estado 0); ganglio derecho del trigémino (cuerpo piriforme) presente (Estado 1).

Este carácter esta polarizado por ser el estado 0 plesiomórfico

(compartido con el grupo externo); es ordenado por tratarse de un carácter binario. Criterio de parsimonia de Wagner.

Carácter 61: Complejo Trigéminial: ramas dorsales (PETERSON 1995, carácter 43 *pro parte*; JEFFERIES 1997a, carácter 52).

Ramas dorsales ausentes (= n4 y n5 de Mitrados, =nervios oftálmicos profundo y superficial de Craniados) (Estado 0); ramas dorsales presentes (Estado 1).

Este carácter esta polarizado por ser el estado 0 plesiomórfico (compartido con el grupo externo); es ordenado por tratarse de un carácter binario. Criterio de parsimonia de Wagner.

Carácter 62: Ganglio espinal (PETERSON 1995, carácter 44; JEFFERIES 1997a, carácter 53).

Ausente (Estado 0); presente (Estado 1).

Este carácter esta polarizado por ser el estado 0 plesiomórfico (compartido con el grupo externo); es ordenado por tratarse de un carácter binario. Criterio de parsimonia de Wagner.

Carácter 63: Sistema de la línea lateral (PETERSON 1995, carácter 45; JEFFERIES 1997a, carácter 54).

Ausente (Estado 0); presente (Estado 1).

Este carácter esta polarizado por ser el estado 0 plesiomórfico (compartido con el grupo externo); es ordenado por tratarse de un carácter binario. Criterio de parsimonia de Wagner.

Carácter 64: Nervios olfatorios (PETERSON 1995, carácter 46; JEFFERIES 1997a, carácter 55).

Ausente (Estado 0); presente (Estado 1).

Este carácter esta polarizado por ser el estado 0 plesiomórfico (compartido con el grupo externo); es ordenado por tratarse de un carácter binario. Criterio de parsimonia de Wagner.

Carácter 65: Dexiotetismo

Dominancia de un patron bilateral (Estado 0); evidentes asimetrías derecha-izquierda, bien en la forma general del cuerpo, bien en la distribución y disposición esplacnológica (Estado 1).

Este carácter esta polarizado por ser el estado 0 plesiomórfico (compartido con el grupo externo); es ordenado por tratarse de un carácter binario. Criterio de parsimonia de Wagner.

TABLA (caracteres 1-27)

Análisis filogenético externo de la Clase Ctenocystoidea
series de transformación de los caracteres, matriz de datos
65 caracteres, 18 taxones

	111111111122222222
	123456789012345678901234567
Phoronida	00000000000000000000000000000
Pterobranchia	101211111110011111101010000
Enteropneusta	101211110110011221202010000
	11
<i>Coleicarpus</i>	11111111111?0?11??????0101
<i>Castericystis</i>	1111122122110?11??????0101
<i>Dendrocystoides</i>	1111122222?10?1110000?10101
<i>Cothurnocystis</i>	2100122222?10?12?0000??1111
<i>Mitrocystella</i>	2100133222?11?1??2?0?1?1111
<i>Lagynocystis</i>	2100133222?10?12?231???1111
<i>Anatifopsis</i>	2100133222?11?12?230???1111
Tunicata	21001??22221001212301111111
Acraniata	21001??22221011222311101111
Craniata	21001??22221011222303101111
<i>Trochocystites</i>	11111111222?0?11?0000?10101
Ctenocystoidea	1111000000?00??1?0000?10101
<i>Helicoplacus</i>	1111000000?00?0000000010101
<i>Stromatocystites</i>	1111000000?00?0000000010101
Echinodermata	11110000000000000000000010101

TABLA (Continuación, caracteres 28-54)

Análisis filogenético externo de la Clase Ctenocystoidea
series de transformación de los caracteres, matriz de datos
65 caracteres, 18 taxones

	2233333333333444444444455555
	890123456789012345678901234
Phoronida	0000000000000000000000000000
Pterobranchia	0000000000?00000100000000000
Enteropneusta	0000000101000000000000000000
<i>Coleicarpus</i>	100000110???0?????0000011??
<i>Castericystis</i>	100000210???0?1???0000011??
<i>Dendrocystoides</i>	100000210???0?1???0000011?0
<i>Cothurnocystis</i>	000000211???1?1???000001111
<i>Mitrocystella</i>	000000111???1?1???100001111
<i>Lagynocystis</i>	000000011???1?1???110011111
<i>Anatifopsis</i>	000000011???1?1???101101111
Tunicata	000000111111111111101100121
Acraniata	0000000111111111100010010111
Craniata	000000113111111111100000120
<i>Trochocystites</i>	110001212???0?????000001110
Ctenocystoidea	111001112???0?0???000001110
<i>Helicoplacus</i>	11110131????0?0???000001100
<i>Stromatocystites</i>	111111312???0?00??000001100
Echinodermata	1111113120000000000000001100

TABLA (Continuación, caracteres 55-65)

Análisis filogenético externo de la Clase Ctenocystoidea
series de transformación de los caracteres, matriz de datos
65 caracteres, 18 taxones

	55555666666
	56789012345
Phoronida	00000000000
Pterobranchia	00000000000
Enteropneusta	00000000000
<i>Coleicarpus</i>	????????001
<i>Castericystis</i>	????????001
<i>Dendrocystoides</i>	00101?0?001
<i>Cothurnocystis</i>	0010110?001
<i>Mitrocystella</i>	10111111111
<i>Lagynocystis</i>	11111101001
<i>Anatifopsis</i>	1011110?0?1
Tunicata	10110000011
Acraniata	11000000001
Craniata	00111111111
<i>Trochocystites</i>	00?0??0?001
Ctenocystoidea	00000000001
<i>Helicoplacus</i>	00000000001
<i>Stromatocystites</i>	00000000001
Echinodermata	00000000001

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Construcción del cladograma

La matriz de datos de Deuterostomos (análisis externo de Ctenocystoidea, ver tabla) fue procesada mediante PAUP 3.1.1 (una actualización de la versión 3.0; SWOFFORD 1990).

Debido al gran tamaño de la matriz de datos (65 caracteres x 18 taxones), la búsqueda del árbol más parsimonioso mediante el algoritmo "Branch and bound" era impracticable (tras varias horas se interrumpió el proceso). Se realizó una búsqueda heurística (opciones empleadas: maxtrees=100; colapso de ramas de longitud cero como politomias y árboles no enraizados). Tras un periodo de 14 segundos (en un PC 486 dx50 en entorno Executor ver. 2.0 de la compañía Ardi emulando Macintosh) en el que se intentaron 16829 remodelaciones de las topologías, se obtuvieron 7 topologías con una longitud de 133 pasos.

Diagnosis de las topologías iniciales obtenidas

Estadísticos descriptivos

Número de árboles = 7

Longitud del árbol = 133

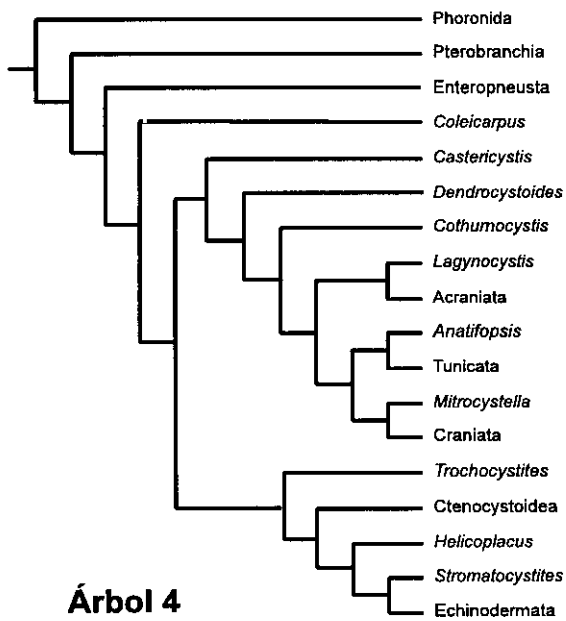
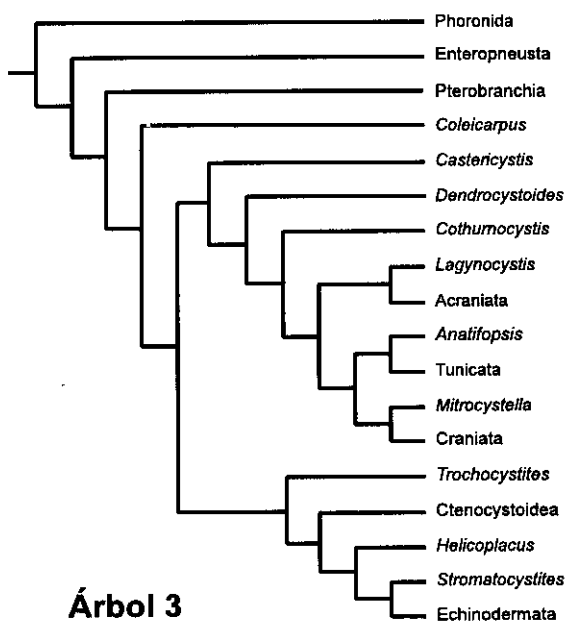
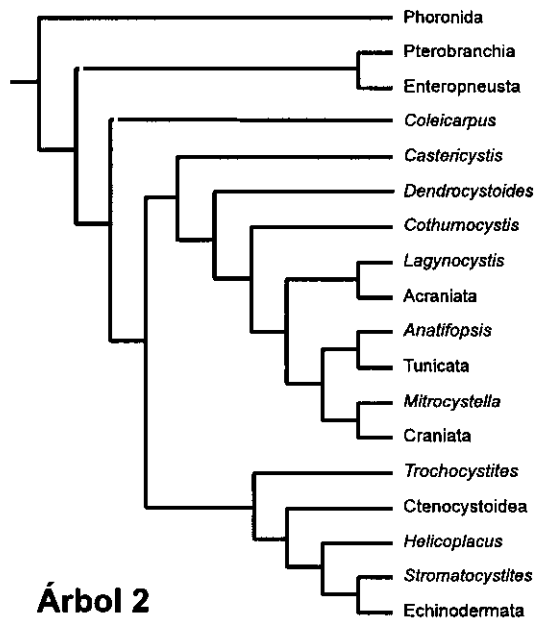
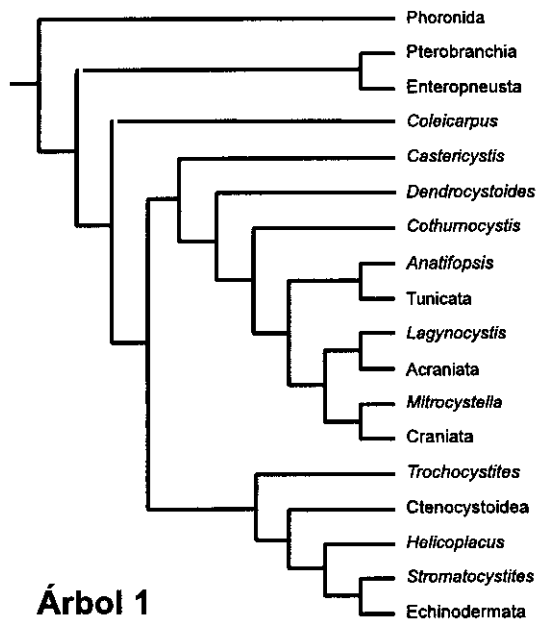
Índice de Consistencia (CI) = 0.654

Índice de Homoplasia (HI) = 0.346

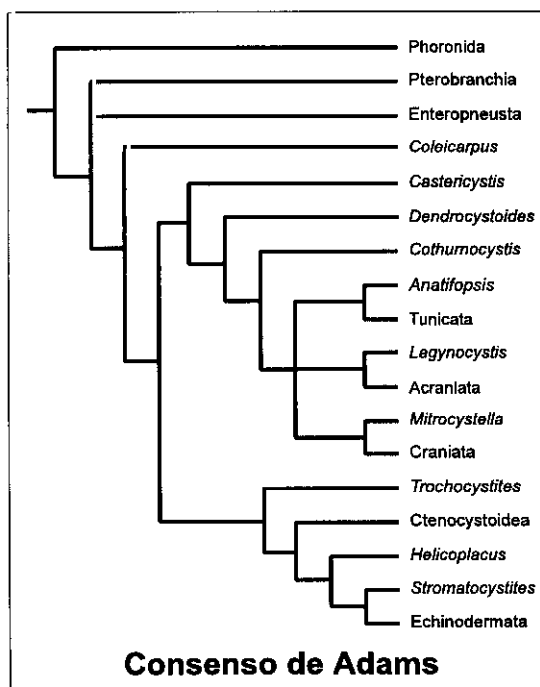
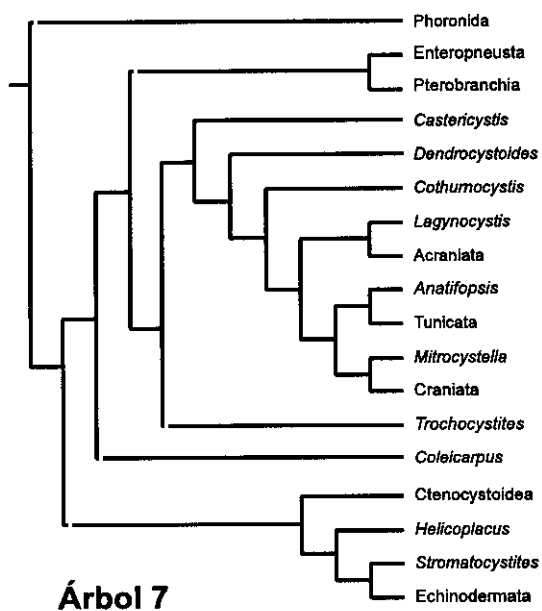
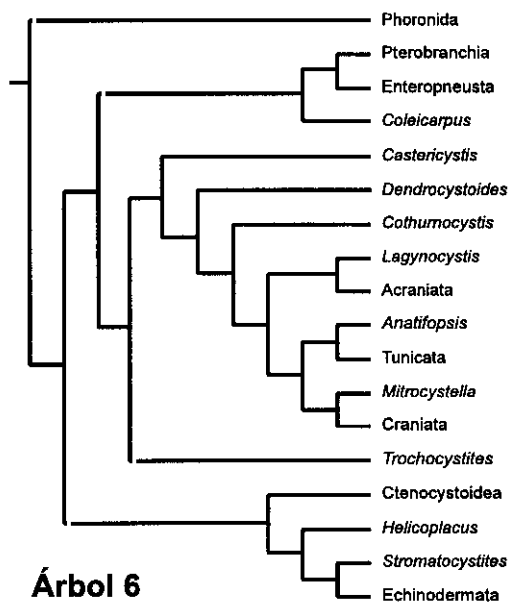
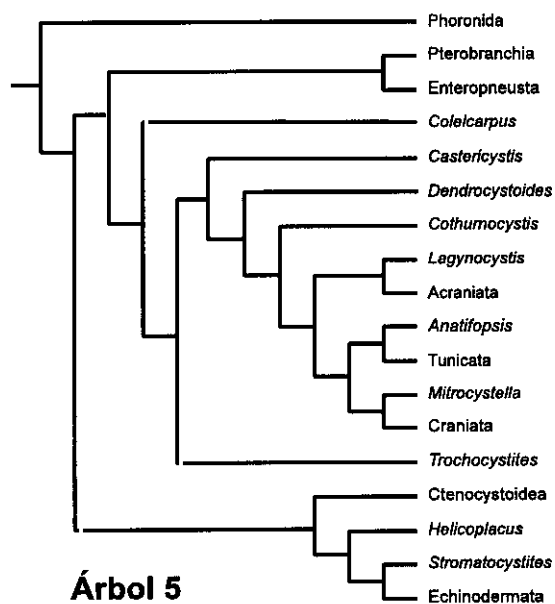
Índice de Retención (RI) = 0.811

Índice de Consistencia Reescalado (RC) = 0.531

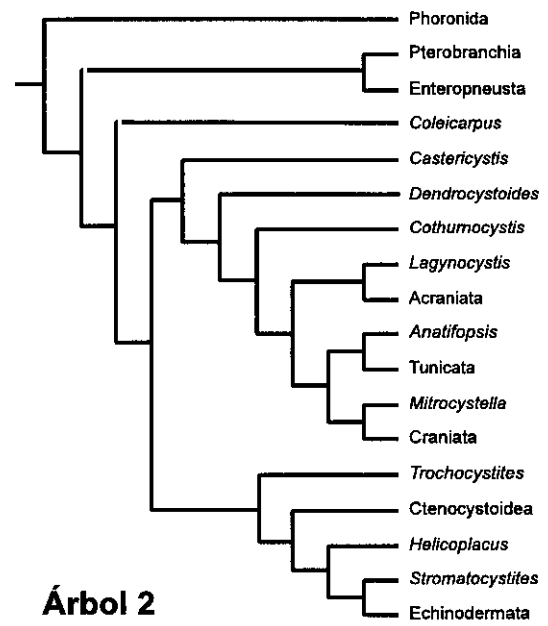
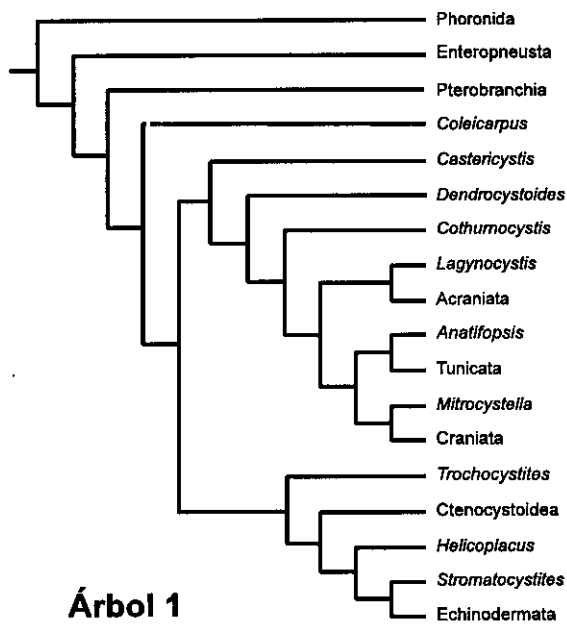
Los valores obtenidos son moderadamente bajos indicativo de un monto de homoplasia relativamente alto, lo cual resulta lógico si tenemos en cuenta que los taxones analizados al tratarse de representantes de varios Phyla muestran una elevada disparidad morfológica.



Análisis filogenético externo Árboles más parsimoniosos

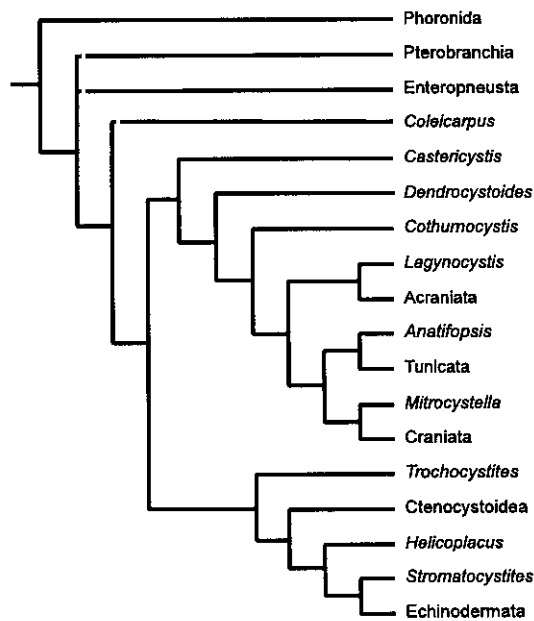


Análisis filogenético externo (continuación)
 Árboles más parsimoniosos



Análisis filogenético externo

Árboles más parsimoniosos obtenidos despues del resaje



Análisis filogenético externo

Consenso de Adams, Estricto y "50% Majority-rule"
de los árboles obtenidos despues del repesaje

El consenso de Adams (ADAMS 1972, 1986) muestra las zonas conflictivas de un grupo de cladograma. Para los siete arboles obtenidos encontramos dos áreas de conflicto, una basal y otra correspondiente a los cordados+mitrados. Para resolver estas politomías y poder elegir entre las topologías obtenidas aplicamos un criterio diferente al de estricta parsionia, concretamente emplearemos el de pesaje sucesivo (FARRIS 1969, CARPENTER 1988, LIPSCOMB 1994). El repesaje de los caracteres se efectúa según los valores obtenidos para el Índice reescalado de consistencia (FARRIS 1988) sobre un peso base de 1000 unidades (opción por defecto de PAUP 3.1.1, SWOFFORD 1993).

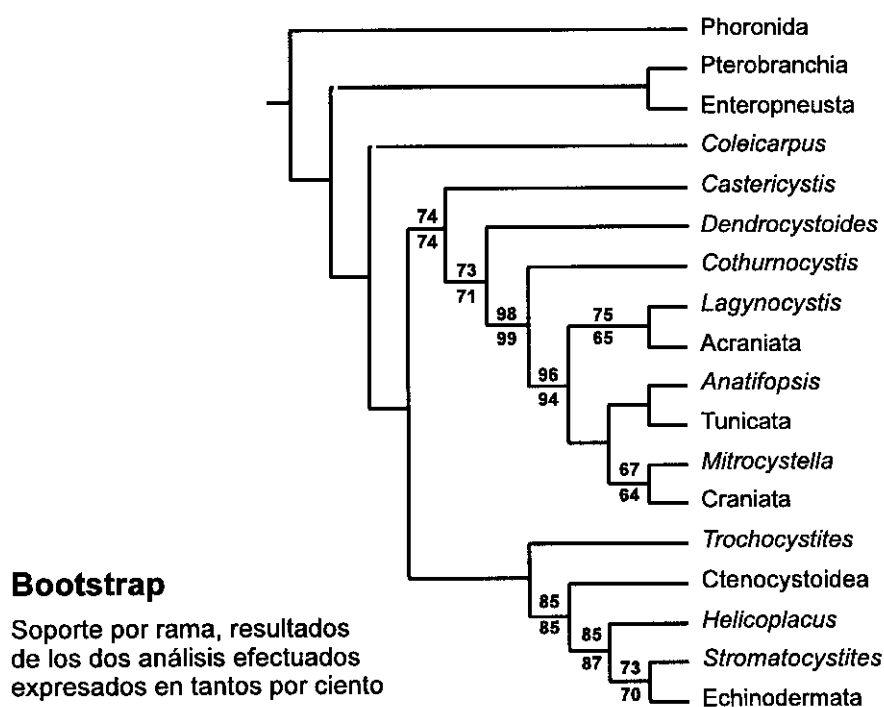
Tras un primer repesado se obtuvieron dos árboles de longitud 83322, con un segundo repesaje obtuvimos los mismos dos arboles con una longitud de 71157. Sucesivos repesajes ofrecían estos mismos valores. El consenso de Adams mostraba un área de conflicto en la posición de los hemicordados con respecto a los demás deuterostomos. El resto de los consensos (Estricto, semiestricto y "50% majority-rule" ofrecían el mismo resultado.

Confianza de las topologías obtenidas

La señal filogenética contenida en la matriz inicial de datos se ha evaluado mediante los análisis de bootstrap y de soporte de Bremer.

► **Bootstrap (-ing)**

Se empleó el método de Bootstrap con búsqueda heurística del árbol más parsimonioso para cada uno de los 1000 remuestreos según los criterios del Bootstrap. Con el conjunto de los 1000 árboles se obtuvo un árbol consenso mediante el procedimiento del “50% majority-rule” sobre el que se indican el porcentaje de los 1000 árboles que contienen un clado concreto. Se realizó un segundo análisis sobre otros 500 remuestreos Bootstrap. Ambos resultados se muestran en la Figura adjunta, los resultados de un análisis no suelen coincidir con los de otro (HILLIS y BULL 1993).

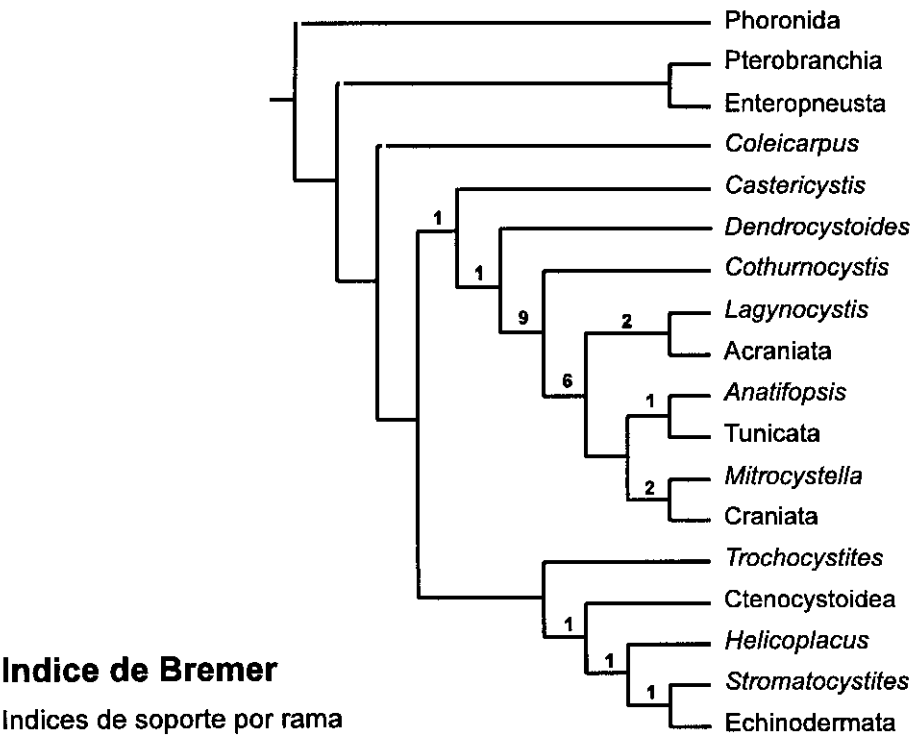


Se debe destacar el elevado soporte para los clados de *Cothurnocystis* (98,5); *Mitrocystella-Acraniata* (95) y los de *Helicoplacoideos* (86) y *Ctenocystoidea* (85). Los valores de bootstrap superiores al 70% indican probabilidades $\geq 95\%$ de que el clado sea real (Hillis y Bull 1993) y de que están soportados por al menos el 20% de los caracteres considerados.

Índice de Colapso o de Soporte de Bremer (=Decay or Support Indices, BREMER 1988)

En nuestro caso hemos calculado los índices excluyendo los caracteres filogenéticamente no informativos ya que estos reducen sus valores y por lo tanto dificultan futuras comparaciones.

-INDICES DE SOPORTE POR RAMA (=branch support):



-SOPORTE TOTAL DEL ÁRBOL (t, KÄLLERSJÖ *et al.*, 1992)

$$t=\Sigma b=1+1+9+6+2+1+2+1+1+1=25$$

El Soporte Total del árbol es siempre menor o igual que la longitud mínima posible.

-INDICE DE SOPORTE TOTAL (t_i , BREMER 1994)

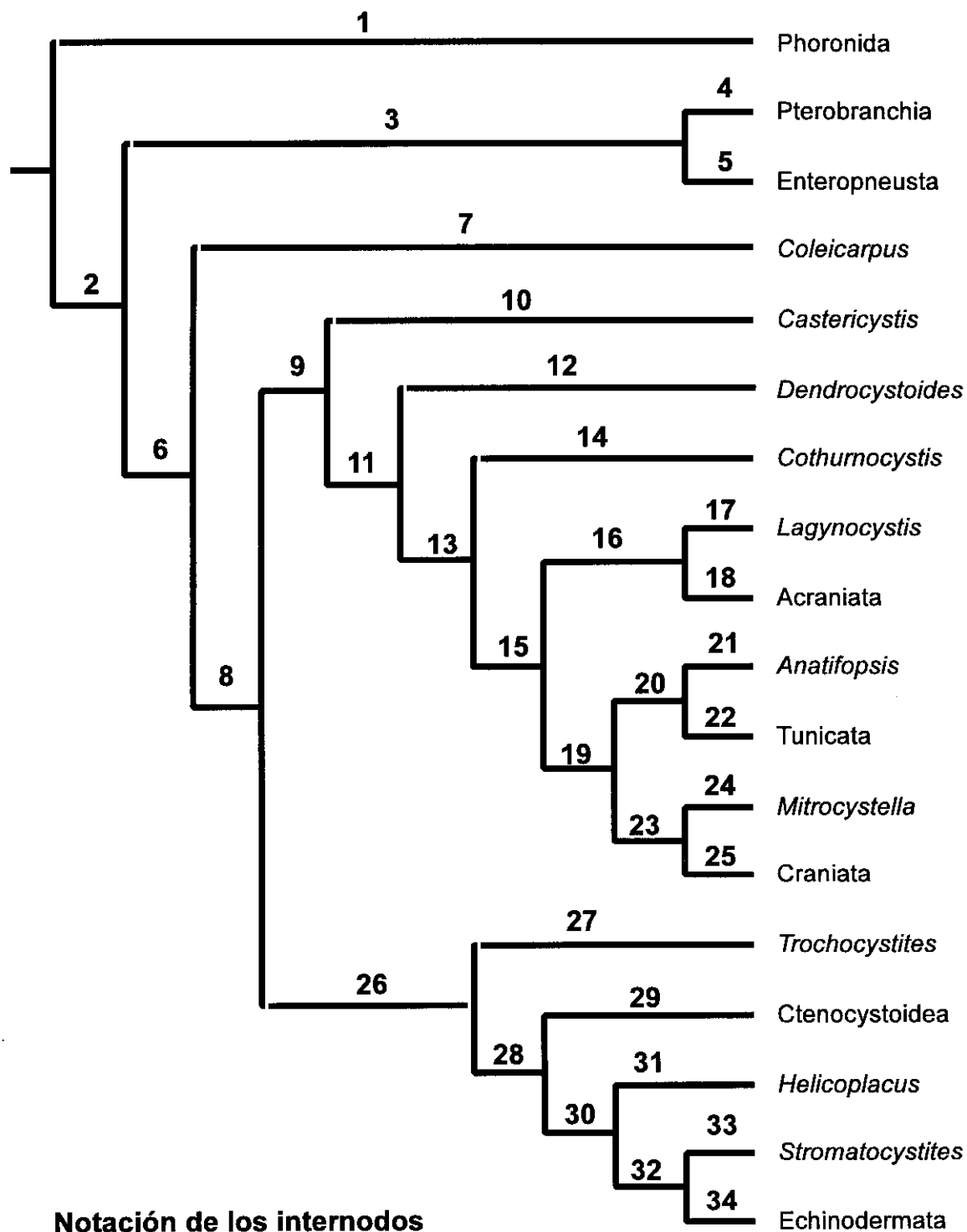
El índice de Soporte Total proporciona una medida de la estabilidad del árbol desde el punto de vista de “resolución soportada”. Calculamos el Índice de Soporte Total como la relación entre el Soporte Total del árbol (t) y la longitud del árbol más parsimonioso (L):

$$t_i = \frac{t}{L} = \frac{25}{133} = 0,1879$$

Encontramos un valor elevado para el clado Cornuta+Chordata, y chordata/mitrata que contribuye en un 36% y 24% al valor final del índice. El resto de los internodos tiene un soporte bajo. Ctenocystoideos+Echinodermata se encuentran moderadamente soportados.

Exploración del árbol obtenido y optimización de caracteres

Uno de los dos árboles obtenido tras el repesaje fue explorado mediante el programa MacClade 3 (MADDISON y MADDISON 1992) con posterioridad actualizado a la versión 3.07 (julio, 1997). Este programa permite manipular un árbol y analizar la evolución de los caracteres en ese árbol original y en aquellas topologías derivadas que obtenemos al modificar un árbol determinado. De entre los dos árboles obtenidos mediante repesaje se seleccionó la hipótesis mas conservativa para los hemicordados, considerandolos como monofiléticos. El motivo de esta elección es la imposibilidad de explorar en MacClade 3.07 aquellas topologías sin resolución total. Así, la topología del consenso de los dos arboles obtenidos que presentaba una politomia basal al no quedar claras las relaciones filogenéticas de Enteropneustos, Pterobranquios y Dexiotéticas.



A continuación discutiremos la optimización de caracteres en aquellas áreas del cladograma más cercanas a los Ctenocystoideos.

internodo 6 (internodo basal de Dexiothetica):

El axocele se ha interiorizado, ha reducido su volumen total y por lo tanto ha dejado de conformar el somita que ya no es visible externamente. Como consecuencia del dexiothetismo, el mesocele derecho ha sido eliminado y con él sus tentáculos y aparece un desarrollo asimétrico. Se desarrolla el sistema ambulacral. Aparece el esqueleto calcítico estereomico.

Internodo 8

El apéndice caudal deja de ser cilíndrico.

internodo 9

Aparece una zonación axial en la cola. La parte distal de la cola sufre contratorsión (la contratorsión de la porción proximal de la cola aparece en el internodo 11) y recuperando así la orientación predexiotética. En el interior de la cola probablemente aparece una notocorda.

Internodo 26 (grupo basal echinodermata, previo al plesion Cincta)

El sistema ambulacral se hace yacente, recorriendo la superficie del cuerpo. Aparece una segunda rama. Las dos ramas del sistema ambulacral presentan un desarrollo diferente (la rama izquierda es mayor que la derecha). El ano se sitúa en posición post-dexiotética izquierda. Por otra parte, los juveniles dejaron de fijarse al sustrato por

el extremo caudal o bien perdieron el apéndice caudal. Si el estomocordio existió en el nodo anterior, probablemente desapareció en este internodo.

Internodo 28 (grupo basal echinodermata, previo al plesion Ctenocystoidea)

En este internodo aparecen cambios no ambiguos en seis de los caracteres considerados. Cinco de los cuales son caracteres concomitantes a la pérdida del apéndice caudal. El otro caracter no ambiguo que cambia de estado se encuentra relacionado con el sistema ambulacral ya que este se hace bilateralmente simétrico. Otros caracteres como la posición de la boca que llaga a ser medial son considerados como ambiguos por ocupar una posición lateral en los Helicoplacoideos (internodo inmediatamente superior a este).

Internodo 30 (grupo basal echinodermata, previo al plesion Helicoplacoidea)

Desaparecen las hendiduras branquiales. En el sistema ambulacral aparece una tercera rama. La boca lateral es con toda seguridad una apomorfía de los helicoplacoideos que provoca confusión en la optimización de este carácter.

ANÁLISIS FILOGENÉTICO INTERNO DE LA CLASE CTENOCYSTOIDEA

Este es el primer análisis filogenético que se ha efectuado para los representantes de la Clase Ctenocystoidea. En el contexto de un artículo sobre la filogenia de los Carpoideos y Equinodermos basales SMITH (1988), pone de manifiesto la necesidad de un mayor conocimiento de la clase Ctenocystoidea para poder efectuar un análisis cladístico de la misma.

TAXONES A SISTEMATIZAR Y GRUPO EXTERNO

El análisis filogenético se ha basado en 10 taxones (nueve especies en el grupo interno y una en el grupo externo) y una serie de transformación de 30 caracteres. Con estos datos se preparó un archivo NEXUS (SWOFFORD 1990; MADDISON y MADDISON 1992; PAGE, 1991) mediante el editor de matrices de MacClade 3.1.1 (MADDISON y MADDISON 1992). Cuando fue requerido un mayor control sobre los procesos analíticos se modificó el contenido de los diferentes bloques en que se subdivide el archivo NEXUS mediante un procesador de textos convencional.

En el análisis se ha considerado como grupo externo a *Trochocystites bohemicus* (carpoideo Cincta). Los Cincta descritos constituyen, sin lugar a dudas, un grupo monofilético bien característico (FRIEDRICH 1993, 1995, SDZUY 1995, GIL y DOMÍNGUEZ 1995a y 1995 b). Estos carpoideos han sido considerados en estudios previos como un plesion menos terminal (= "crownward") que el plesion de los Ctenocystoideos (JEFFERIES, BROWN y DALEY 1996; JEFFERIES 1997), o al menos como su grupo hermano (FRIEDRICH 1993) y así ha quedado evidenciado en el análisis previo de las relaciones filogenéticas externas de los Ctenocystoidea. Adicionalmente este es el grupo que presenta mayores similitudes estructurales (en el sentido de homologías evidenciables) de entre los demás deuteróstomos. En el grupo interno a sistematizar se han considerado la totalidad de las especies de Ctenocystoideos conocidas hasta la fecha. Seis de estas especies presentan el Patrón Morfológico dizonado y su descripción se corresponde básicamente con

la diagnosis original de la clase Ctenocystoidea (ROBISON y SPRINKLE, 1969 y modificada en SPRINKLE y ROBISON 1978); estas especies son *Gilcidia smithi* (UBAGHS, 1987) com. nov.; *Gilcidia jagoi* (JELL, BURRET y BANKS, 1985) com. nov.; *Etoctenocystis bohémica* FATKA y KORDULE, 1985; *Pembrocystis gallica* gen. nov. sp. nov.; *Ctenocystis utahensis* ROBISON y SPRINKLE, 1969 y *Ctenocystis colodon* UBAGHS y ROBISON, 1988. Adicionalmente, se han incluido en el análisis otras tres especies que se corresponden a otros patrones morfológicos bien diferenciados; estas tres especies son *Jugoszovia archaeocyathoides* DZIK y ORŁOWSKY, 1996 (Patrón Morfológico pleurozonado); *Conollia staffordi* gen. nov. sp. nov. (Patrón Morfológico azonado) y *Courtessolea moncereti* gen. nov. sp. nov. (Patrón Morfológico monozonado).

DESCRIPCIÓN DE LAS SERIES DE TRANSFORMACIÓN DE LOS CARACTERES

Se han considerado un total de 30 caracteres, entre los cuales se han incluido algunas autapomorfías (4 en total). El empleo de autapomorfías en un análisis filogenético es con frecuencia motivo de un incremento en los valores de los estadísticos empleados en la valoración de la bondad de una topología concreta (MADDISON y MADDISON 1992). Sin embargo, la inclusión de autapomorfías permite la adecuada separación de taxones en los ápices de las ramas y por lo tanto resultan ser marcadores diagnósticos eficaces de taxones de bajo rango (más concretamente de especies y/o géneros). Por este motivo su empleo es especialmente conveniente en aquellos casos en los que el investigador se encuentra interesado básicamente en Sistemática Filogenética (M. COCA-ABIA, com. pers.).

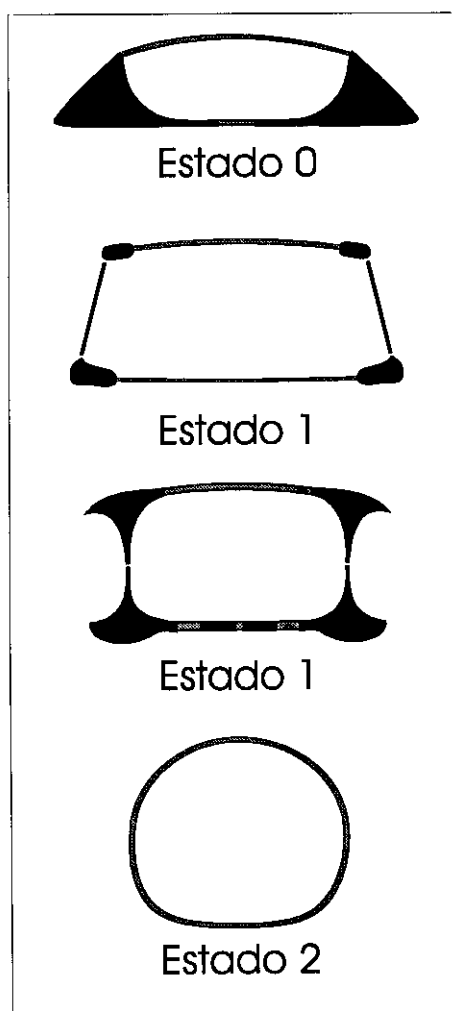
El objetivo principal del presente análisis filogenético es el establecimiento de la filogenia de los Ctenocystoideos como punto de partida para una mejor comprensión de la evolución de las estructuras en este grupo, resultando ser la Sistemática Filogenética un objetivo accesorio que también resulta cubierto.

Los estados para cada taxón de las series de transformación de los

caracteres empleados aparecen en la tabla de caracteres adjunta. La descripción de las series de transformación y la justificación de los estados para cada taxon se ofrecen a continuación:

Carácter 1: Marco de placas marginales.

Presencia de un marco inferior de grandes placas marginales pero no de un marco superior de placas marginales (estado 0); presencia de un marco inferior de grandes placas marginales y otro superior superpuesto (estado 1); no hay un marco de placas grandes marginales, las cuales son residuales, no diferenciadas o ausentes (estado 2).



El estado plesiomórfico es compartido por *Trochocystites* y *Courtessolea* gen. nov., ambos taxones presentan un único marco de placas marginales, que entendemos homólogo con el marco marginal inferior de las formas que presentan dos superpuestos (estado 1): *Pembrocystis* gen. nov., *Ctenocystis utahensis*, *Ctenocystis colodon*, *Etoctenocystis*, *Gilcidia smithi*, *Gilcidia jagoi*). *Jugoszovia* presenta un sistema de dos marcos marginales, las placas que forman estos marcos son pequeñas, numerosas y unidas por un sistema de placas aciculares dispuestas en diagonal, con el ápice superior situado en posición anterior respecto al inferior, conformando una estructura en forma de banda (estado 1). *Conollia* gen. nov. carece de un sistema de placas marginales, de manera que las placas situadas en los

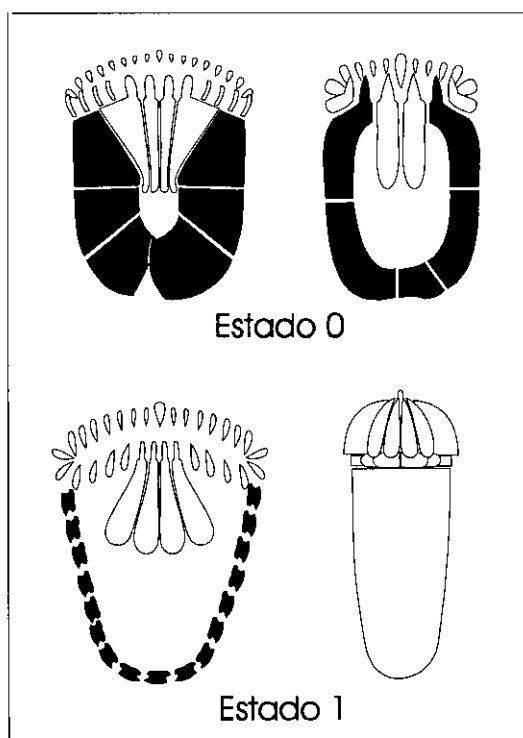
laterales del tegumento corporal son indistinguibles de las del tegumento dorsal y ventral (estado 2).

Carácter polarizado por compartir un estado con el grupo externo (estado 0) pero desordenado por desconocer la secuencia evolutiva de los estados 1 y 2. Parsimonia de Fitch.

Carácter 2: Tamaño de las placas marginales inferiores.

Las placas marginales cuando sólo existe un marco de placas o marco inferior de placas marginales en el caso de la existencia de dos marcos, son conspicuas, grandes y bien diferenciadas (estado 0) o son residuales o ausentes (estado 1).

El estado plesiomórfico es compartido por *Trochocystites*, *Courtessolea* gen. nov., *Pembrocystis* gen. nov., *Ctenocystis utahensis*, *Ctenocystis colodon*, *Etectenocystis*, *Gilcidia smithi*, *Gilcidia jagoi*; mientras que *Jugoszovia* y *Conollia* gen. nov. presentan el estado apomórfico. En *Jugoszovia* las placas del marco marginal inferior aparecen en un número aparentemente indeterminado y su tamaño es muy reducido, si bien, son mucho mayores que las del marco superior, resultan ser de tamaño muy pequeño cuando se comparan con las placas del marco marginal de los otros Ctenocystoideos con marco marginal. *Conollia* gen. nov., como se dice en la descripción del carácter 1, carece de un sistema de placas marginales.



Carácter polarizado por compartir un estado con el grupo externo (estado 0) y ordenado por tratarse de un carácter binario. Parsimonia de Wagner.

Carácter 3: *Forma de las placas marginales laterales y posteriores.*

Las placas marginales laterales y posteriores presentan, en norma inferior, una forma y estructura similar entre sí (estado 0); evidentes diferencias estructurales entre ellas (estado 1) o son ausentes (estado 2).

En *Trochocystites*, *Jugoszovia* y *Courtessolea* gen. nov., las placas marginales posterolaterales inferiores tienen un aspecto semejante las unas respecto a las otras. En *Trochocystites*, las placas que sirven de inserción al apéndice caudal están diferenciadas con este fin; en el mismo sentido la unión entre las dos placas posteriores de *Courtessolea* gen. nov. presenta una escotadura posterior medial que las diferencia de las laterales. Finalmente en *Jugoszovia* no encontramos ningún tipo de diferencia entre los osículos que integran el marco de placas inferior. Respecto al estado 1, las diferencias entre los osículos son bien manifiestas, pues presentan tamaños y formas tan diferentes que los hacen perfectamente identificables cuando aparecen aislados, se encuentra este estado en los géneros *Gilcidia* gen. nov., *Ctenocystis*, *Pembrocystis* gen. nov. y *Etectenocystis*. El estado 2 se encuentra en *Conollia* gen. nov., este Carpoideo carece de marcos de placas marginales.

Este carácter lo consideramos polarizado por compartir el estado 0 con el grupo externo, pero es desordenado por desconocer la secuencia evolutiva de los estados 1 y 2. Criterio de parsimonia de Fitch.

Carácter 4: *Placas SFD e SFI.*

Las placas marginales SFD y SFI están ausentes o no diferenciadas (estado 0) o presentes y bien diferenciadas (estado 1).

Jugoszovia y *Conollia* gen. nov. no presentan estos osículos. *Courtessolea* gen. nov. carece de estas placas. Este género presenta un osículo del grupo de osículos SOD y SOI de tamaño grande, en posición postero-lateral y con un aspecto que recuerda al que presentan las placas SFD

e SFI. Sin embargo, tanto la estructura como la disposición de estos osículos son bien diferentes y por lo tanto no homólogos con los osículos SFD y SFI. Finalmente, los géneros *Gilcidia*, *Ctenocystis*, *Pembrocystis* y *Etoctenocystis* presentan unas placas SFD e SFI bien diferenciadas, conspicuas y bien articuladas con las placas laterales del ciclo marginal superior.

Carácter polarizado por compartir el estado (estado 0) con el grupo externo y ordenado por tratarse de un carácter binario. Parsimonia de Wagner.

Carácter 5: Placas laterales y posteriores del marco superior.

Las placas laterales y posteriores del marco superior de placas marginales están ausentes o poco diferenciadas (estado 0) o son conspicuas y bien diferenciadas (estado 1).

Este carácter se refiere a las placas SLI, SLD, SPD, SPI; e incluye a cualquiera de estas placas que se encuentre subdividida en dos o más. Esta subdivisión lo consideramos como variación individual o en cualquier caso teratológica. En ocasiones, como es el caso de *Pembrocystis* gen. nov. y *Etoctenocystis*, las placas posteriores no son bien conocidas y se desconoce la forma precisa en que se disponían en el extremo posterior del cuerpo del animal. En estos dos géneros estas placas estaban aparentemente unidas mediante placas muy planas sin el volumen característico de las placas marginales. *Courtessolea* gen. nov. y *Trochocystites* carecen de un marco superior de placas marginales (estado 0). *Jugoszovia* tiene un marco superior muy reducido y las placas marginales superiores posteriores no están bien diferenciadas y son de tamaño muy pequeño (estado 0). *Conollia* gen. nov. carece de marco de placas marginales (estado 0).

Carácter polarizado por compartir el estado plesiomorfo (estado 0) con el grupo externo (*Trochocystites*) y ordenado por tratarse de un carácter binario. Criterio de parsimonia de Wagner.

Carácter 6: Situación de la pirámide anal.

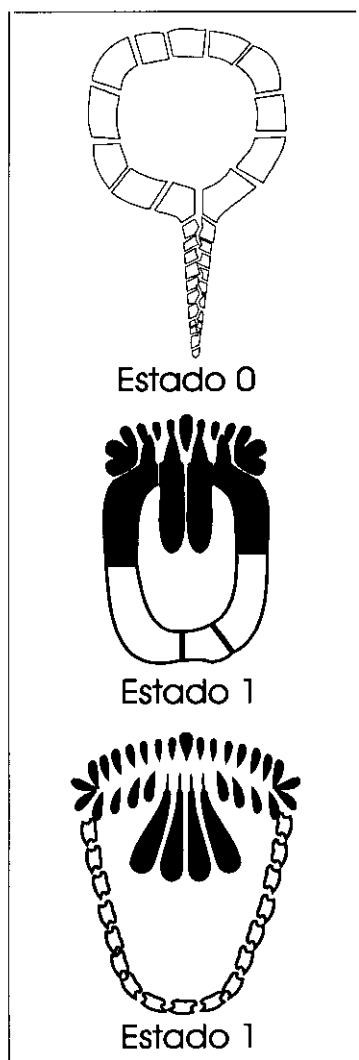
La pirámide anal no se encuentra rodeada por placas marginales (estado 0) o se encuentra rodeada por placas marginales, ya que se encuentra situada entre el marco superior y el inferior (estado 1).

Courtessolea gen. nov. y *Trochocystites* no presentan la pirámide anal enmarcada entre placas marginales. *Courtessolea* gen. nov. la presenta en el extremo posterior como el resto de los Ctenocystoideos, pero en su borde superior se encuentra en contacto con las placas del tegumento supracentral como ocurre en *Trochocystites*, si bien *Trochocystites* presenta la pirámide anal en el extremo izquierdo y anterior de la cara superior. En *Conollia* gen. nov., aunque no se ha identificado la pirámide anal, el único punto del cuerpo donde puede estar situada es el extremo corporal posterior, ya que el resto del cuerpo de *Conollia* gen. nov. es conocido; adicionalmente, el resto de los Ctenocystoideos conocidos lo presenta en esta posición por lo que suponemos que esta será la posición de la pirámide anal. Por otra parte, *Conollia* carece de marcos de placas marginales que pudieran rodear esta supuesta pirámide anal por lo que le asignamos el estado 0.

Este carácter está polarizado por ser el estado 0 plesiomórfico (compartido con el grupo externo); es ordenado por tratarse de un carácter binario. Criterio de parsimonia de Wagner.

Carácter 7: *Rastrellum* y ctenidio.

El *rastrellum* y el ctenidio no están presentes o son indiferenciados (estado 0). Las placas ICI, ICD, IFI e IFD forman una estructura característica (el *rastrellum*) con cuatro dientes anteriores que resultan una continuación de unas placas periorales transformadas en estructuras lamelares (placas del Ctenidio)(estado 1).

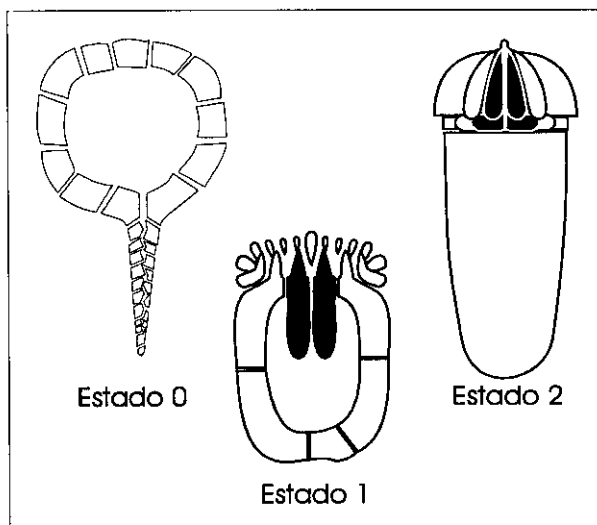


Las placas marginales de la lámina tegumentaria que recubre la boca y/o surcos ambulacrales de Edrioasteroidea y Cincta se han transformado en unas placas lamelares que presentan una forma característica de raqueta. Estas placas se disponen principalmente en la cara dorsal de la zona oral, sin embargo, en la cara ventral del animal se continúan con unas extensiones en forma de diente anterior que poseen las placas frontales del conjunto de placas de la cara inferior del animal (algunas de ellas diferenciadas en placas marginales). Este carácter resulta ser en la practica una autapomorfía de la clase Ctenocystoidea, pero se ha introducido para poder ofrecer una clara discriminación entre el grupo interno (Clase Ctenocystoidea) y el grupo externo (*Trochocystites*).

Este Carácter es ordenado por tratarse de un Carácter binario. Criterio de parsimonia de Wagner.

Carácter 8: Lengüetas posteriores de las placas ICI e ICD.

Las placas ICI e ICD están ausentes o no se han diferenciado (estado 0). Las placas ICI e ICD presentan unas expansiones posteriores en forma de lengüetas que penetran en el tegumento infracentral (estado 1), las placas están presentes pero carecen de estas lengüetas (estado 2).

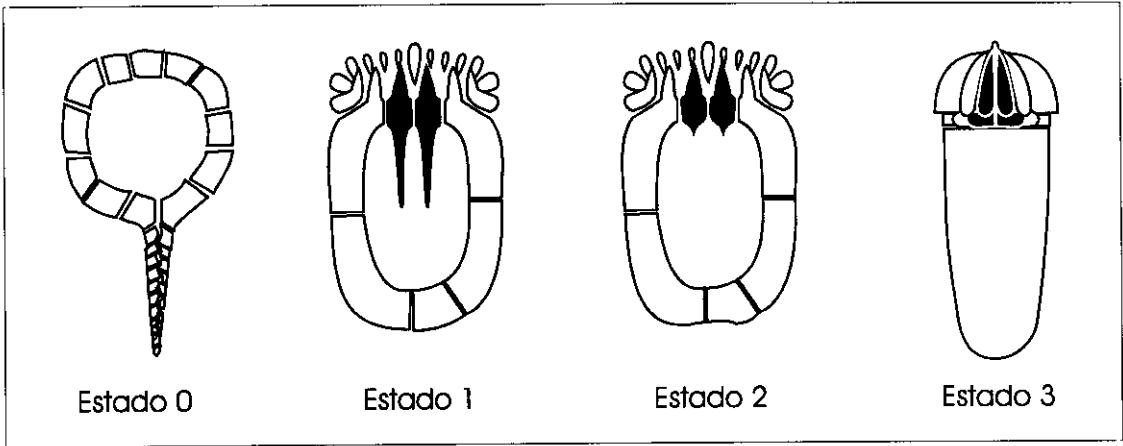


Las placas ICI e ICD son las placas medias del rastrellum y en algunas formas de *Ctenocystoideos* han desarrollado en estas placas medias del rastrellum unas lengüetas posteriores que penetran en el tegumento infracentral. *Trochocystites* carece de estas placas (o no somos capaces de diferenciarlas) y por lo tanto de lengüeta (estado 0), pero este estado no lo podemos considerar homologo a la ausencia de lengüetas posteriores en las placas ICI e ICD de *Conollia* gen. nov. ya que este taxón si presenta estas placas pero no ha desarrollado estas lengüetas. Los demás taxones considerados en este análisis presentan lengüetas de desarrollo variable (ver Carácter 9).

Este Carácter esta polarizado según el criterio del grupo externo (estado 0) pero es desordenado por desconocer la secuencia evolutiva de los estados apomórficos 1 y 2. Aplicamos el criterio de parsimonia de Fitch.

Carácter 9: *Longitud de las lengüetas posteriores de las placas ICI e ICD.*

Las placas ICI e ICD no se han diferenciado o esta ausentes (estado 0). Las placas ICI e ICD presentan unas lengüetas posteriores que penetran en el tegumento infracentral; estas expansiones son largas y casi alcanzan o incluso rebasan el extremo posterior de las placas IFI e IFD. Además, esta lengüeta posterior es mucho mayor que el diente lamelar anterior de la misma placa (estado 1). La lengüeta es muy corta y su ápice posterior apenas sobrepasa el nivel del rodete inframarginal (estado 2). Las placas ICI e ICD



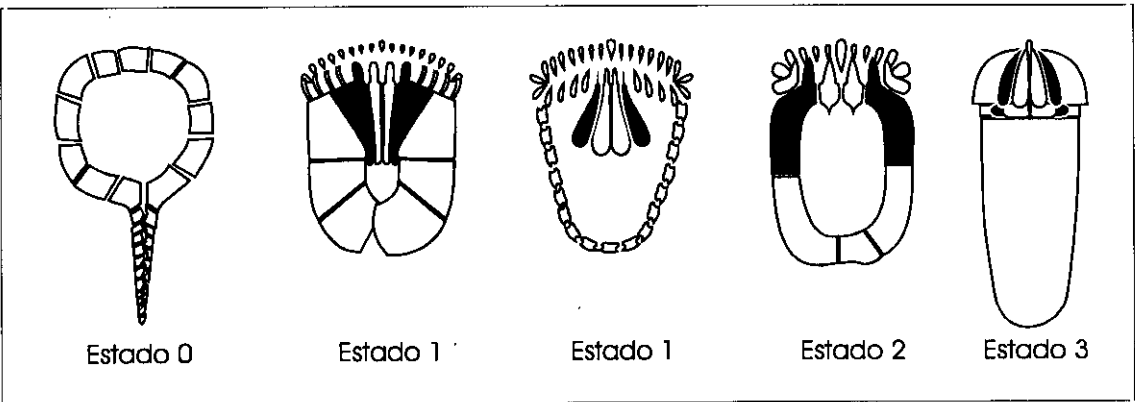
carecen de lengüetas o estas no están diferenciadas (estado 3).

Trochocystites carece de las placas ICI e ICD y por lo tanto de lengüeta (estado 0), pero como hemos mencionado en la descripción del Carácter 8, este estado no lo podemos considerar homólogo a la ausencia de lengüetas posteriores en las placas ICI e ICD de *Conollia* ya que este taxón presenta estas placas pero no ha desarrollado estas lengüetas (estado 3). *Courtessolea* gen. nov., *Jugoszovia*, *Pembrocystis* gen. nov., *Etoctenocystis* y *Gilcidia* gen. nov. presentan una lengüeta larga y bien desarrollada (estado 1). El género *Ctenocystis* presenta unas lengüetas muy poco desarrolladas que apenas sobresalen del marco marginal y no penetran en el tegumento infracentral.

Este Carácter se encuentra polarizado por el criterio del grupo externo (estado plesiomórfico) pero es considerado desordenado pues desconocemos la secuencia evolutiva de los estados 1, 2 y 3. Aplicamos el criterio de parsimonia de Fitch.

Carácter 10: Placas IFD e IFI.

Las placas IFD e IFI forman parte del sistema de placas marginales donde ocupan el extremo anterior del lateral del marco (estado 2); no forman parte del sistema de placas marginales (estado 1); están ausentes o no diferenciadas (estado 0).



Las placas IFI e IFD, aun suponiendo que sean homólogas a algunas de las placas marginales de *Trochocystites*, no son identificables por lo que le asignamos el estado 0. *Courtessolea* gen. nov. presenta el conjunto de placas del *rastrellum* bien diferenciado y aunque forman un continuo con las placas marginales, no forman parte del sistema marginal (estado 1). Un caso similar es el de *Jugoszovia*, donde el *rastrellum* esta igualmente bien diferenciado pero no esta en contacto con las placas marginales, de hecho se encuentran algunas placas infracentrales intercaladas entre el *rastrellum* y el sistema de placas marginales (estado 1). En *Conollia* gen. nov. las placas IFD e IFI son similares a las placas ctenidiales ordinarias aunque con un tamaño mayor; estas placas forman junto con las placas ICI, ICD y las placas del ctenidio un conjunto bien diferenciado del conjunto de placas corporales. Todo ello nos hace asignar a *Conollia* el estado 1, pues estas placas, en definitiva no están integradas en el sistema de placas marginales de las que carece. En el resto de los Ctenocystoideos (*Gilcidia* gen. nov., *Ctenocystis*, *Etectenocystis* gen. nov. y *Pembrocystis* gen. nov.), las placas IFI e IFD forman parte del sistema de placas marginales donde ocupan más de la mitad anterior del marco marginal inferior (estado 2).

Este Carácter se considera desordenado pues desconocemos la secuencia evolutiva de los estados 1 y 2. Criterio de parsimonia de Fitch.

Carácter 11: *Sección transversal del marco de placas marginales.*

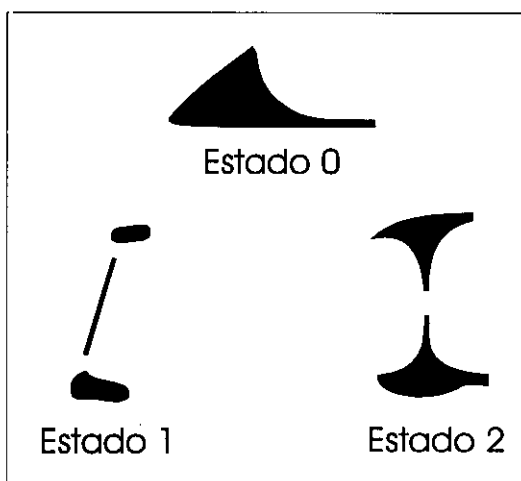
La sección transversal de las placas del marco de placas marginales es aproximadamente triangular, con los laterales convexos o aplanados (estado 0). La sección es oblonga, aplanada o indistinta de las placas de los tegumentos dorsal y ventral (estado 1). La sección tiene forma de T con los laterales muy cóncavos (estado 2).

Las placas marginales de *Trochocystites* y *Courtessolea* gen. nov. presentan una sección aproximadamente triangular con la cara externa lateral

y ventral convexos en *Trochocystites* y casi planos en *Courtessolea* gen. nov. (estado 0). *Conollia* gen. nov. carece de marco de placas marginales o, al menos estas placas son indistinguibles de las que poseen los tegumentos dorsal y ventral (Carácter 1).

Jugoszovia tiene las placas marginales oblongas o aplanadas (Carácter 1). El resto de los Ctenocystoideos (*Gilcidia*

gen. nov., *Ctenocystis*, *Etoctenocystis* gen. nov. y *Pembrocystis* gen. nov.) presentan tanto el lateral externo como el interno de las placas marginales cóncavos de manera que tienen una sección en T, tanto las placas del marco superior como las placas del marco inferior.



Carácter polarizado por el criterio del grupo externo (estado plesiomórfico) pero se considera desordenado al desconocemos la secuencia evolutiva de los estados 1 y 2. Criterio de parsimonia de Fitch.

Carácter 12: *Compleción del marco de placas marginales.*

Las placas marginales tienen una compleción muy robusta con estereoma denso (estado 0); son formas gráciles con estereoma poco denso (estado 1) o son residuales o ausentes (estado 2).

Tanto *Trochocystites* como *Courtessolea* gen. nov. tienen un esqueleto marginal muy robusto, con placas gruesas y con un estereoma denso. *Trochocystites* presenta una estructura superficial muy rugosa pero imperforada, por lo que su estereoma es denso; en el caso de *Courtessolea* gen. nov. la superficie es lisa con un estereoma muy denso. *Gilcidia* gen. nov., *Ctenocystis*, *Etoctenocystis* y *Pembrocystis* gen. nov. tienen unas placas marginales gráciles, livianas con estereomas de densidad media a baja; de estos *Gilcidia* gen. nov. y *Ctenocystis* tienen un estereoma de densidad media,

en cambio *Etoctenocystis* y *Pembrocystis* gen. nov. presentan un estereoma muy poco denso (estado 1). Finalmente tanto *Conollia* como *Jugoszovia* presentan un sistema marginal reducido (*Jugoszovia*) o ausente (*Conollia*).

Este carácter se polariza de acuerdo con el criterio del grupo externo (estado plesiomórfico) pero se considera desordenado al desconocer la secuencia evolutiva de los estados 1 y 2; se aplica el criterio de parsimonia de Fitch.

Carácter 13: Placas SOD y SOI.

Las placas SOD y SOI son múltiples pues se encuentran compuestas por numerosos osículos (estado 0). Las placas están ausentes o poco diferenciadas (estado 1). Las placas SOD y SOI están presentes, bien diferenciadas y no subdivididas (estado 2).

Las placas no marginales del labro de los Cincta o en un sentido mas amplio, las placas coberteras de los ambulacros de los equinodermos (v. g. *Stromatocystites*) se consideran homólogas a las placas SOD y SOI. En *Gilcidia*, *Ctenocystis*, *Etoctenocystis* y *Pembrocystis* estas placas son conspicuas, únicas y bien diferenciadas, situandose a ambos lados de la placa SOC (estado 2). En *Conollia* no se encuentran trazas de la existencia de estas placas (estado 1, aunque posiblemente las espinas de gran tamaño del gollete pudieran ser equivalentes a estas placas pero muy diferenciadas). En *Jugoszovia* y en *Courtessolea* aparecen numerosas placas minúsculas y redondeadas en una posición equivalente a la que presentan las placas SOD y SOI en *Gilcidia* gen. nov., *Ctenocystis*, *Etoctenocystis* y *Pembrocystis* gen. nov. (estado 0). Finalmente *Trochocystites* presenta un labro bien desarrollado con varias filas de osículos no marginales (las plaquitas marginales del labro las entendemos homólogas a las placas del ctenidio), por lo que le atribuimos el estado 0.

Este carácter está polarizado por el criterio del grupo externo (estado

plesiomórfico) pero se considera desordenado al desconocer la secuencia evolutiva de los estados 1 y 2. Criterio de parsimonia de Fitch.

Carácter 14: Aspecto de las placas SOD y SOI.

En norma dorsal las placas SOD y SOI son múltiples (estado 0); ausentes (estado 1); alargadas, unas tres veces más anchas que largas (estado 2); poseen un contorno ovalado y son unas dos veces más anchas que largas (estado 3).

Se ha considerado este carácter como un complemento al carácter 13, o para ser mas preciso como una descomposición del mismo. En el caso de haber considerado exclusivamente este carácter 14 y no el carácter 13, los estados 2 y 3 del carácter 14 (proporciones de los osículos SOD y SOI) habrían considerado *a priori* la existencia de los osículos SOD y SOI largo o corto no homologa. *Pembrocystis* gen. nov. y *Etoctenocystis* presentan unos osículos SOD y SOI largos (en sentido transversal), unas tres veces más anchas que largas (estado 2). *Gilcidia* gen. nov. y *Ctenocystis* presentan unos osículos SOD y SOI cortos (en sentido transversal) son unas dos veces más anchos (transv.) que largos (long.) y de contorno ovalado (estado 3). *Conollia* gen. nov. no presenta estas placas (ver Carácter 13) por lo que le asignamos el estado 1. *Jugoszovia*, *Courtessolea* gen. nov. y *Trochocystites* presentan numerosas placas minúsculas y redondeadas (estado 0).

Carácter polarizado por el criterio del grupo externo (estado plesiomórfico) pero se considera desordenado al desconocer la secuencia evolutiva de los estados 1, 2 y 3. Criterio de parsimonia de Fitch.

Carácter 15: Forma de la placa SOC.

La placa SOC es aplanada, de contorno cuadrangular, sin quilla frontal (estado 0); presenta una zona basal masiva y otra lamelar vertical anterior (estado 1) o presenta zona basal atrofiada y una lamelar hiperdesarrollada (estado 2).



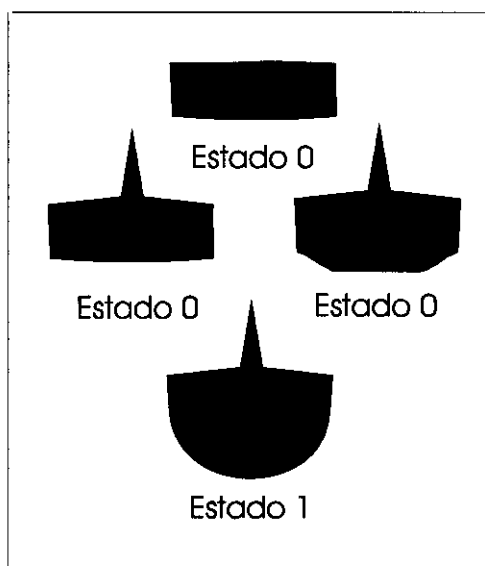
La placa supraoral de *Trochocystites* se considera homologa a la placa SOC, o al menos al cuerpo de esta placa. En norma dorsal esta placa tiene un contorno subrectangular, carece de proyecciones anteriores (rostro o quilla frontal) y la consideramos equivalente al cuerpo de la placa SOC de los Ctenocystoideos (estado 0). El rostro podría ser homólogo a una placa ctenidial. Todos los Ctenocystoideos presentan la placa SOC dividida en dos porciones bien diferenciadas: cuerpo y rostro. El cuerpo de la placa SOC es mucho mayor que el rostro en *Courtessolea* gen. nov., *Gilcidia* gen. nov., *Pembrocystis* gen. nov., *Ctenocystis*, *Etectenocystis* y *Jugoszovia* (estado 1). Por el contrario, *Conollia* presenta una placa SOC con un gran rostro lamelar a manera de quilla y una zona basal o cuerpo de muy reducidas dimensiones, con aspecto de dos pequeñas aletas laterales (estado 2).

Este carácter está polarizado por el criterio del grupo externo (estado plesiomórfico); se considera ordenado pues la secuencia lógica de transformación evolutiva entre los estados es 0, 1, 2, pues para poder desarrollar una lamela vertical de gran tamaño (estado 2) es necesaria la preexistencia de la misma (estado 1). Criterio de parsimonia de Wagner.

Carácter 16: *Bordes laterales y borde posterior de la placa SOC.*

En norma dorsal, los bordes laterales y el posterior de la placa SOC son casi rectilíneos y forman dos vértices en los ángulos postero-laterales (estado 0) o son redondeados y no se diferencian ángulos en los extremos postero-laterales de esta placa (estado 1).

Todos los taxones estudiados con la excepción de las dos especies del género *Gilcidia* presentan una placa SOC con las porciones laterales y posterior rectilíneas y formando dos ángulos bien definidos en los extremos postero-laterales (estado 0). Por el contrario *Gilcidia* presenta los extremos laterales y posterior formando una curva uniforme (estado 1).



Este carácter está polarizado por ser el estado 0 plesiomórfico (compartido con el grupo externo); por tratarse de un carácter binario es ordenado. Criterio de parsimonia de Wagner.

Carácter 17: *Número de placas del ctenidio o marginales del labro.*

Las placas que integran el ctenidio o las placas dispuestas en el margen del labro son numerosas, al menos 20 aunque con frecuencia su número es muy superior (estado 0) o su número es igual o menor de 18 (estado 1).

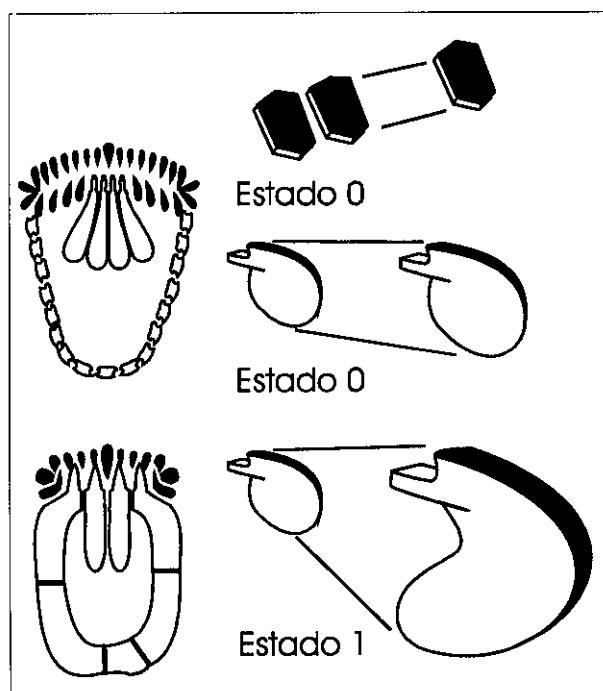
Trochocystites posee un labro formado por numerosas pequeñas placas articuladas entre sí (estado 0). El único ejemplar conocido de *Courtessolea* gen. nov. presenta 34 placas ctenidiales, *Jugoszovia* presenta al menos 38 placas y *Conollia* presenta 20 (estado 0). *Ctenocystis utahensis* presenta 18 placas ctenidiales (estado 1). *Ctenocystis colodon* presenta 18 placas ctenidiales (estado 1). *Pembrocystis* presenta 16 placas ctenidiales (estado 1).

Etoctenocystis posee 18 placas (estado 1). *Gilcidia jagoi* posee 18 y *Gilcidia smithi* 14 (estado 1).

Este carácter está polarizado por ser el estado 0 plesiomórfico; por tratarse de un carácter binario es ordenado. Criterio de parsimonia de Wagner.

Carácter 18: Forma de las placas del labro o ctenidio.

Las placas del labro o ctenidio forman una serie regular que varía en tamaño pero apenas en la forma ya que apenas presentan alabeos (estado 0). Estas placas forman una serie que varía tanto en el tamaño como en la forma ya que sus partes presentan variaciones importantes entre sí debidas fundamentalmente al alabeo y torsión de la lamela (estado 1).



Trochocystites posee un labro formado por numerosas pequeñas placas similares entre sí (estado 0). *Jugoszovia* presenta una serie de placas del ctenidio que varia uniformemente en tamaño pero no en forma (estado 0). En *Courtessolea* se encuentran dos tipos de placas ctenidiales, las dorsales son mucho menores que las cuatro ventrales y presentan bordes externos redondeados y convexos, en cambio las cuatro

ventrales presentan unos bordes externos cóncavos y un margen algo más rectilíneo que las dorsales. Sin embargo, en *Courtessolea* no se aprecia torsión en las lamelas y si observamos el contorno se pueden ordenar en una serie regular que varia en tamaño de una manera uniforme (estado 0). *Conollia* presenta unas placas ctenidiales que se distribuyen según una serie regular que incluye a las placas IFI, ICI, ICD e IFD; aparentemente varían sólo en

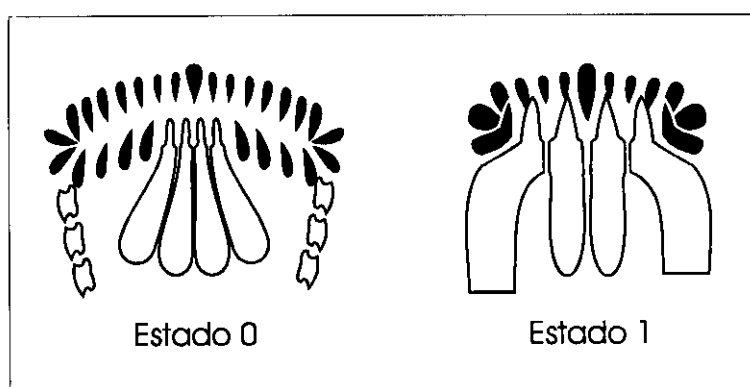
tamaño aunque un examen minucioso indica una ligera torsión presente en todas las placas y no solo en algunas de la serie (estado 0). Finalmente los géneros *Etoctenocystis*, *Pembrocystis*, *Ctenocystis* y *Gilcidia* poseen unas placas ctenidiales que varían mucho tanto en tamaño como en forma ya que las situadas cerca de los bordes laterales presentan una fuerte torsión. Por otra parte, las primeras placas de cada serie (las más cercanas a la placa SOC) apenas varían en tamaño pero las demás sufren un gran aumento de tamaño conforme nos acercamos a los márgenes laterales (estado 1).

Este carácter esta polarizado por ser el estado 0 plesiomórfico; por tratarse de un Carácter binario es ordenado. Criterio de parsimonia de Wagner.

Carácter 19: Inserción de las placas del ctenidio.

Las placas del ctenidio se insertan incluso en la cara ventral del animal (estado 0) o lo hacen en la cara dorsal y hasta el lateral inferior del animal; aunque los extremos de las placas del ctenidio o incluso sus porciones medias, debido a la torsión, se sitúen en la cara ventral la zona de anclaje nunca se sitúa en la cara inferior del animal (estado 1).

Trochocystites presenta un labro con dos láminas, una superior y otra inferior, que rodean la boca y surcos ambulacrales tanto en su cara superior como en la inferior



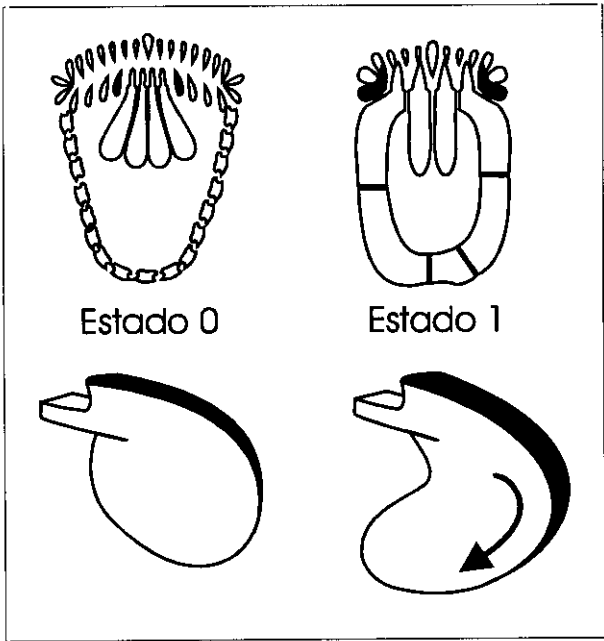
(estado 0). *Courtessolea* gen. nov. y *Jugoszovia* presentan un sistema ambulacral elongado en sentido transversal y en él encontramos placas ctenidiales tanto en la porción superior como en la inferior; obviamente en la cara inferior en posición medial se sitúa el *rastrellum* por lo que las placas del ctenidio se sitúan a ambos lados de éste pero su articulación se efectúa en el

borde inferior del margen ambulacral del ctenidio (estado 0). *Conollia* presenta un ctenidio hemisférico en el que algunas placas ctenidiales (novenas y décimas) se sitúan en los cuadrantes inferiores (estado 0). Las placas ctenidiales de *Pembrocystis* gen. nov., *Etoctenocystis*, *Gilcidia* gen. nov. y *Ctenocystis* presentan sus articulaciones en la cara superior y/o lateral del margen ambulacral pero nunca en el borde inferior. No obstante las porciones medias y anteriores de las placas ctenidiales laterales debido a la torsión que presentan se sitúan en la cara inferior del animal (estado 1).

Este carácter esta polarizado por ser el estado 0 plesiomórfico; por tratarse de un carácter binario es ordenado. Criterio de parsimonia de Wagner.

Carácter 20: Torsión de la placa externa del ctenidio.

La última placa externa de cada serie lateral del ctenidio no presenta torsión (estado 0); la placa más externa del ctenidio es mucho más gruesa que las demás y presenta una severa torsión hacia la cara ventral del animal (estado 1).



Este caracter en primera instancia podría parecer ligado al carácter 18, sin embargo, el carácter 18 hace alusión al conjunto de placas ctenidiales mientras que el carácter 20 se refiere a la forma de la placa más externa.

Trochocystites presenta numerosos osículos en el margen del labro, todos similares entre sí (estado 0); similarmente *Pembrocystis* gen. nov. y *Courtessolea* gen. nov. presentan unos osículos ctenidiales

que varían en tamaño pero apenas en la forma (estado 0). En *Conollia* gen.

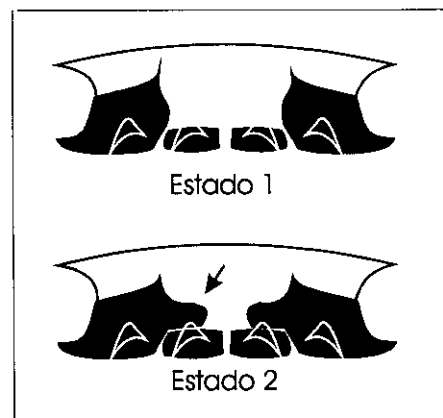
nov. los osículos ctenidiales forman una serie regular que varia en tamaño, todos los osículos tienen una ligera torsión apreciable en norma frontal (estado 0) (ver explicación en carácter 18). *Gilcidia* gen. nov., *Etoctenocystis* y *Ctenocystis* presentan una placa ctenoidal lateral mucho más desarrollada que las demás, destacando por su grosor (transv.), ornamentación y especialmente por la gran torsión antero-posterior que presentan (estado 1). *Pembrocystis* presenta una placa ctenoidal lateral modificada en forma de maza o hacha con un brazo articular y una lamela anterior, esta placa apenas muestra torsión por lo que le atribuimos el estado 0.

Carácter polarizado por ser el estado 0 plesiomórfico; por tratarse de un Carácter binario es ordenado. Criterio de parsimonia de Wagner.

Carácter 21: *Procesos internos de las placas IFD e IFI que se superponen sobre las placas ICI e ICD.*

Las placas IFD e IFI no se han diferenciado (estado 0). Los procesos internos de las placas IFD e IFI no se han diferenciado (estado 1) o los procesos de estas placas si se ha diferenciado (estado 2).

En *Trochocystites* las placas IFD e IFI no se han diferenciado (estado 0) (ver explicación en Carácter 10). Aunque el único ejemplar conocido de *Courtessolea* nos muestra “tan solo” las caras dorsal y ventral del animal, podemos observar a través de las articulaciones parcialmente dislocadas de las placas del rastrellum la inexistencia de estos procesos internos (estado 1). En *Jugoszovia*



las cuatro placas del rastrellum son similares entre sí y en las placas laterales del rastrellum (IFI-IFD) no aparecen procesos internos que se sitúen sobre las placas medias (estado 1). En *Conollia* gen. nov. las placas del rastrellum son similares a las placas del ctenidio; en este género las placas, tanto del ctenidio

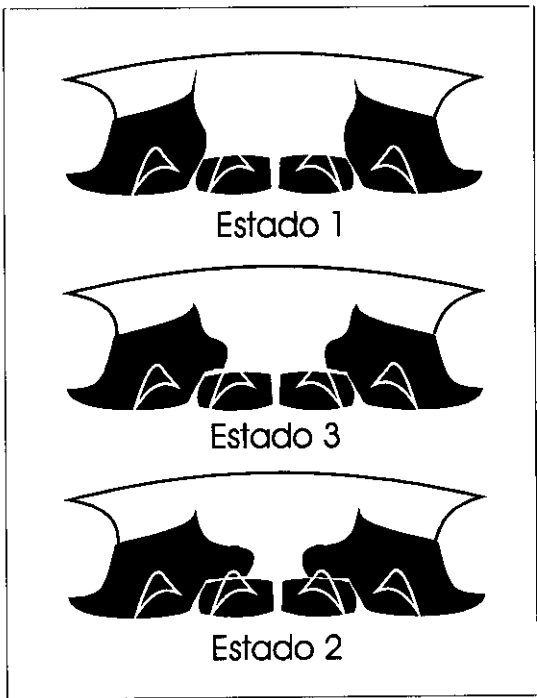
como las del *rastrellum*, han desarrollado en su base unos procesos laminares que se superponen sobre la cara exterior de los inmediatamente dorsales (esta estructura anular imbricada la denominamos gollete); pero no se trata de procesos internos que se superpongan sobre los osículos situados “más ventralmente” (estado 1). *Gilcidia*, *Ctenocystis utahensis*, *Pembrocystis* y *Etoctenocystis* presentan estos procesos con un desarrollo variable (ver Carácter 22) por lo que les atribuimos el estado 2. En *Ctenocystis colodon* no hemos podido observar la existencia de esta estructura por lo que le atribuimos un estado desconocido (estado ?).

Este carácter esta polarizado por ser el estado 0 plesiomórfico; por tratarse de un carácter binario es ordenado. Criterio de parsimonia de Wagner.

Carácter 22: *Grado de superposición de los procesos internos de las placas IFI e IFD sobre las placas ICI e ICD.*

Las placas IFI e IFD no se han diferenciado (estado 0). Los procesos internos de las placas IFD e IFI que se superponen sobre las placas ICI e ICD no se han diferenciado (estado 1); se superponen a las placas ICI e ICD al

menos en la mitad de su anchura (estado 2) o se superponen a las placas ICI e ICD en menos de la mitad de su anchura (estado 3).



Este carácter es una “cuantificación” de la longitud de los procesos internos de las placas IFD e IFI (carácter ligado). En *Trochocystites* no se han diferenciado las placas IFD e IFI (estado 0). *Courtessolea* gen. nov., *Jugoszovia* y *Conollia* gen. nov. aunque presentan estas placas, carecen de estos procesos (estado 1), (ver Carácter

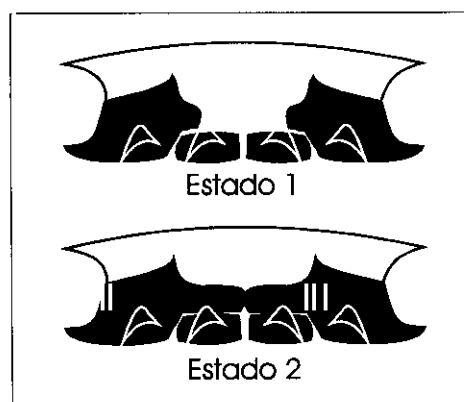
21). *Gilcidia* gen. nov. y *Pembrocystis* gen. nov., *Etoctenocystis* presentan estos procesos bien desarrollados y se superponen a las placas ICI e ICD en algo mas de la mitad de su anchura (estado 2); en *Etoctenocystis* encontramos el máximo desarrollo de estos procesos ya que llegan incluso a unirse en el plano medio del animal (estado 2). En cambio, en *Ctenocystis utahensis* estos procesos apenas están insinuados (estado 3). Finalmente, en *Ctenocystis colodon* no hemos podido observar la existencia de esta estructura por lo que le atribuimos un estado desconocido (estado ?).

Carácter polarizado por el criterio del grupo externo (estado plesiomórfico) pero se considera desordenado al desconocer la secuencia evolutiva de los estados 1, 2 y 3 a pesar de que la secuencia lógica parece indicar primero el estado 1 (sin procesos), después el estado 3 (procesos cortos) y finalmente el estado 2 (procesos largos). Criterio de parsimonia de Fitch.

Carácter 23: *Puente interno entre las placas IFI e IFD.*

Las placas IFI e IFD no se han diferenciado (estado 0). Los procesos internos de las placas IFD e IFI que se superponen sobre las placas ICI e ICD (ver Caracteres 21 y 22) no establecen contacto y por lo tanto no han llegado a desarrollar un puente interno (estado 1). Las placas IFI e IFD establecen contacto en la línea media del animal y forman un puente sobre las placas ICI e ICD (estado 2).

Etoctenocystis presenta unos procesos internos de las placas IFI e IFD largos; estos procesos establecen contacto en la línea media del animal fortaleciendo el suelo de la boca mediante un puente. Así se permite la presencia de unas placas ICI e ICD algo más gráciles que las que presentan

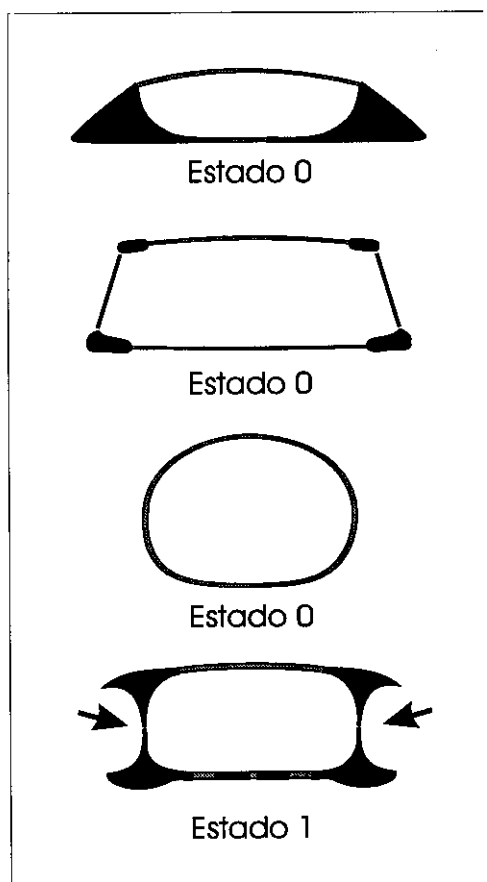


otros Ctenocystoideos (estado 2). El resto de los Ctenocystoideos (*Gilcidia*, *Pembrocystis*, *Ctenocystis*, *Jugoszovia*, *Conollia* y *Courtessolea*) carecen de este puente interno (estado 1). En *Trochocystites* no se han diferenciado las placas del rastrellum (estado 0).

Carácter esta polarizado por ser el estado 0 plesiomórfico; pero es considerado desordenado pues desconocemos la secuencia evolutiva entre los estados. Criterio de parsimonia de Fitch.

Carácter 24: Canal lateral de la teca.

En los laterales de la teca no se encuentra diferenciada una depresión en forma de canal (estado 0). En los laterales de la teca se encuentra un canal longitudinal que la recorre en toda su longitud desde el ctenidio a manera de estructura exhalante (estado 1).



Esta estructura en forma de canal situada en ambos flancos de la teca se encuentra formada por los laterales de marcos superior e inferior de placas marginales y ocupa todo el lateral del cuerpo de *Ctenocystis*, *Pembrocystis* gen. nov., *Gilcidia* gen. nov. y *Etoctenocystis*, donde actúa como una estructura de carácter exhalante (estado 1).

Trochocystites, *Courtessolea* gen. nov. y *Conollia* gen. nov. carecen de esta estructura (estado 0). *Jugoszovia* presenta una zona aplanada entre los marcos superior e inferior donde se encuentran unas placas aciculares, pero esta zona aunque aparentemente deprimida no se continúa anteriormente hacia el ctenidio y

no puede ser considerado como una estructura exhalante (estado 0).

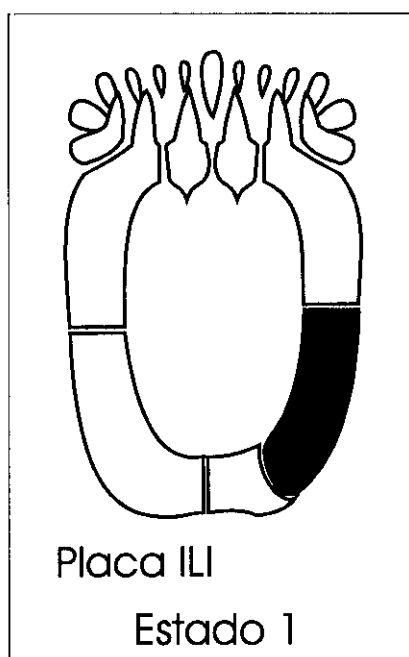
Este carácter está polarizado por ser el estado 0 plesiomórfico y compartido con el grupo externo; por tratarse de un Carácter binario es ordenado. Criterio de parsimonia de Wagner.

Carácter 25: Placa ILI.

La placa marginal ILI no se ha desarrollado o no es identificable (estado 0). La placa ILI se encuentra bien diferenciada (estado 1)

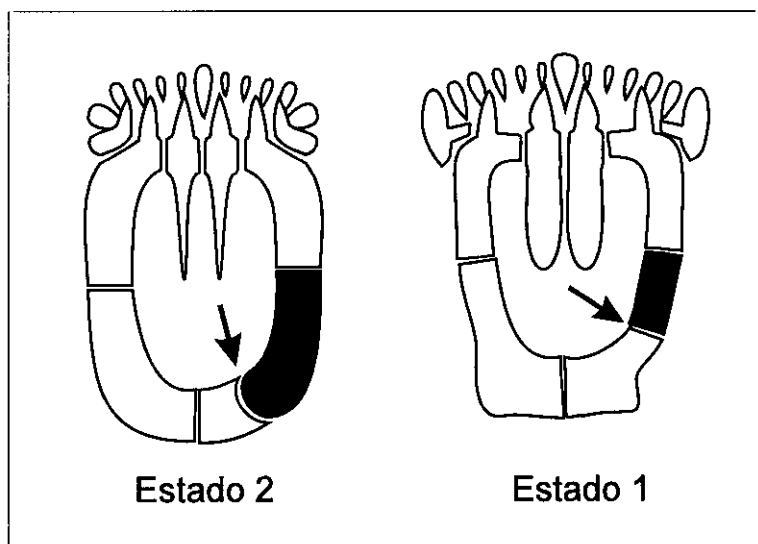
Conollia carece de marcos marginales (estado 0). *Trochocystites*, *Jugoszovia* y *Courtessolea*, a pesar de que poseen un marco de placas marginales inferior la placa ILI no es identificable (estado 0). *Ctenocystis*, *Gilcidia* gen. nov., *Etoctenocystis* y *Pembrocystis* gen. nov. presentan una placa ILI bien diferenciada (estado 1).

Este carácter está polarizado por ser el estado 0 plesiomórfico y compartido con el grupo externo; por tratarse de un Carácter binario es ordenado. Criterio de parsimonia de Wagner.



Carácter 26: Articulación ILI-IPI.

La placa marginal ILI no es identificable (estado 0). El borde posterior de la placa marginal ILI no sobrepasa el extremo anterior de la placa IPI, la articulación es aproximadamente transversal al eje principal del animal (estado 1). La placa ILI sobrepasa el extremo anterior de la placa IPI, la articulación es aproximadamente paraxial y presenta un característico aspecto “abombado” (estado 2).



En *Gilcidia* gen. nov., *Etoctenocystis* y *Ctenocystis* la placa ILI tiene una estructura característica. Esta placa conforma completamente el margen lateral izquierdo del marco inferior de manera que sobrepasa a la placa IPI que aparece junto a ella y

no a continuación; En estos tres géneros la articulación entre ambas placas es aproximadamente paralela al margen lateral del cuerpo del animal (paraxial); además la placa IFI tiene un característico aspecto “abombado” pues forma parte del rodete submarginal (estado 2). En *Pembrocystis* la placa IPI se sitúa a continuación de la placa ILI, ambas placas tienen una articulación transversal (estado 1). *Conollia* gen. nov. carece de marcos marginales (no aplicable) (estado 0), *Trochocystites*, *Jugoszovia* y *Courtessolea* gen. nov., a pesar de que poseen un marco de placas marginales inferior (u homólogo al inferior) no se puede identificar placa alguna como la placa ILI (estado 0).

Carácter polarizado por ser el estado 0 plesiomórfico; por tratarse de un Carácter binario es ordenado. Criterio de parsimonia de Wagner.

Carácter 27: Forma de las placas tegumentarias dorsales y ventrales.

Las placas de los tegumentos dorsal y ventral son pequeñas y gruesas o muy gruesas con una depresión bien definida en las facetas articulares (estado 0); o por el contrario son grandes, laminares, muy finas, con un diámetro mucho mayor que su altura y sin surco o depresión en las caras articulares (estado 1).

Trochocystites presenta unas placas tegumentarias dorsales y ventrales

con un diámetro mucho mayor que su altura, pero presenta unas facetas de articulación bien definidas en las que se encuentra una depresión o surco paralelo a la superficie de la placa a modo de garganta de polea (estado 0). *Courtessolea* gen. nov. presenta unas placas tegumentarias ventrales reducidas y limitadas a una pequeña superficie en el centro del disco ventral; las placas del tegumento dorsal tienen un diámetro muy pequeño y son relativamente altas (estado 0). *Gilcidia* gen. nov. presenta unas placas oblongas, relativamente grandes pero son gruesas y con un surco o angostura en sus facetas

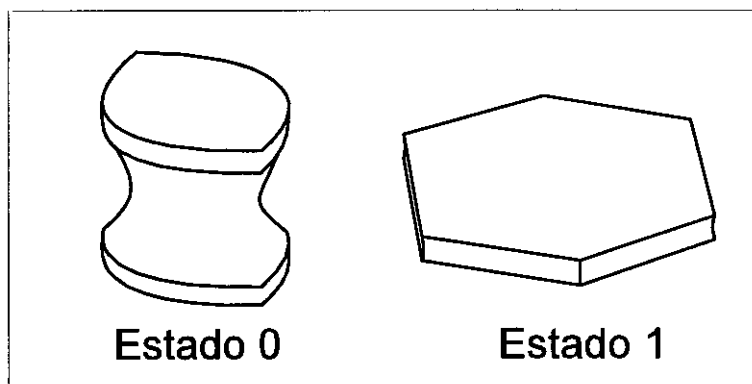
articulares (estado 0).

Etoctenocystis,

Pembrocystis gen. nov.,

Ctenocystis poseen

unas placas con un diámetro mucho menor que su altura (estado 1).



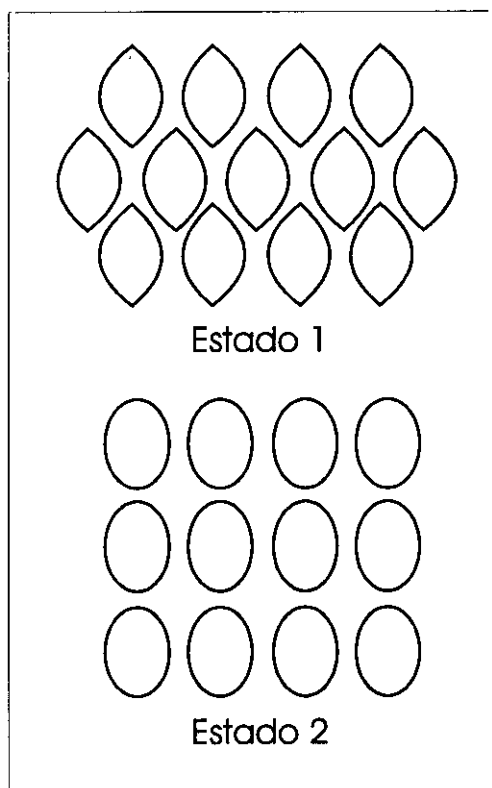
Jugoszovia presenta

unas placas laminares y aplanadas que se adelgazan hacia los margenes donde no presentan surcos paralelos a la superficie tecal (estado 1). *Conollia* gen. nov. posee unas placas muy delgadas, con estereoma retiforme y con unos margenes extremadamente delgados sin estructuras diferenciabiles (estado 1).

Carácter polarizado por ser el estado 0 plesiomórfico; por tratarse de un Carácter binario es ordenado. Criterio de parsimonia de Wagner.

Carácter 28: *Distribución de las placas del tegumento infracentral (ventral).*

Las placas del tegumento infracentral presentan una distribución irregular sin ningún patrón definido (estado 0); se distribuyen al tresbolillo, intercalandose según un patrón casi regular (estado 1) o se distribuyen según un patrón regular ortogonal en filas y columnas (estado 2).



En el género *Gilcidia* gen. nov. las placas del tegumento infracentral se distribuyen según un patrón ortogonal en filas y columnas bien definidas (estado 2). En *Pembrocystis*, *Etectenocystis*, y *Ctenocystis* las placas del tegumento infracentral se distribuyen al tresbolillo, intercalándose según un patrón casi regular (estado 1). *Courtessolea* gen. nov. presenta un tegumento infracentral residual, restringido a un área central minúscula donde las placas tienen una distribución irregular (estado 0). En *Jugoszovia* y *Conollia* gen. nov., las placas se distribuyen por todo el tegumento ventral pero su

distribución no obedece a ningún patrón regular identificable (estado 0).

Trochocystites presenta un tegumento ventral irregular donde no hay filas ni columnas identificables, por otra parte, la distribución de estos osículos presenta variaciones importantes de un individuo a otro, pero siempre según un patrón irregular (estado 0).

Carácter polarizado por el criterio del grupo externo (estado plesiomórfico) pero se considera desordenado al desconocer la secuencia evolutiva de los estados 1 y 2. Criterio de parsimonia de Fitch.

Carácter 29: *Distribución de las placas del tegumento supracentral (dorsal).*

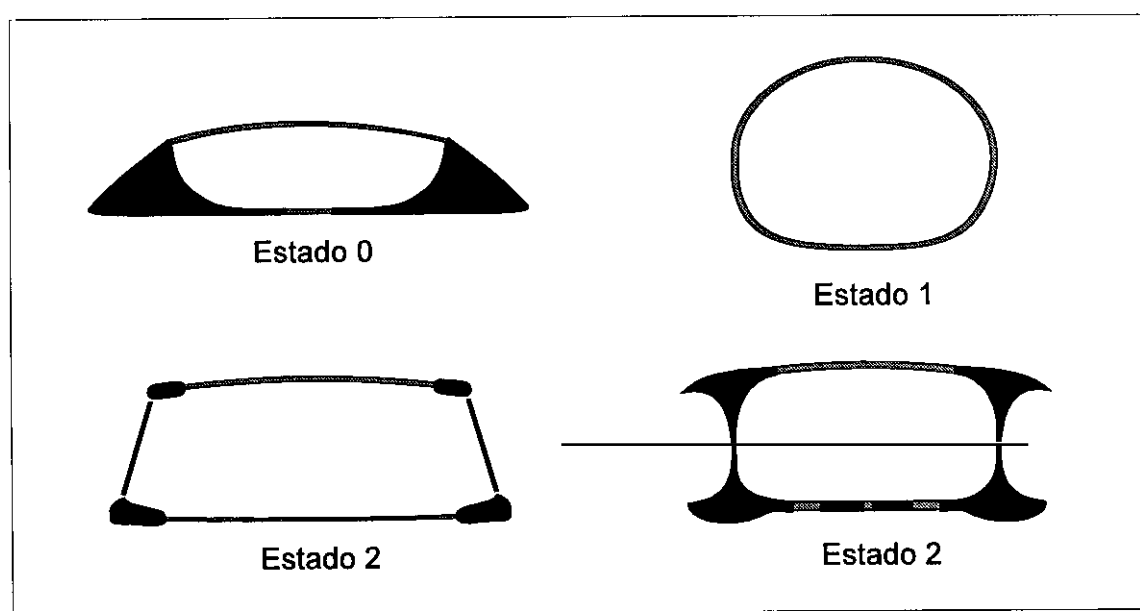
Las placas del tegumento dorsal presentan una distribución irregular, sin dejar apenas espacio entre ellas (estado 0); se distribuyen según un patrón irregular con grandes espacios entre ellas (estado 1) o presentan una distribución según un patrón regular en el que quedan grandes espacios entre las placas (estado 2).

Las placas del tegumento supracentral de *Trochocystites* están bien ensambladas entre sí y aunque existen espacios entre ellas estos son debidos a escotaduras en las placas y no a una separación entre las placas (estado 0). En *Jugoszovia* y *Conollia* gen. nov. las placas son aplanadas, muy delgadas y establecen contacto entre sí sin dejar espacios de tegumento sin osículo (estado 0). *Courtessolea* presenta un número elevado de osículos de tamaño muy pequeño y muy próximos los unos a los otros (estado 0). En *Ctenocystis*, *Pembrocystis* gen. nov. y *Etoctenocystis* las placas del tegumento supracentral se distribuyen según un patrón irregular y dejan grandes espacios entre ellas (estado 1); sin embargo, *Gilcidia* gen. nov., aunque también deja en el tegumento supradorsal grandes espacios entre las placas, estas presentan una distribución regular en filas (estado 2).

Carácter polarizado por el criterio del grupo externo (estado plesiomórfico) pero se considera desordenado al desconocer la secuencia evolutiva de los estados 1 y 2. Criterio de parsimonia de Fitch.

Carácter 30: Sección del cuerpo.

El cuerpo del animal es muy deprimido, presenta una sección al menos cinco veces más ancha que alta (estado 0). El cuerpo del animal es cilíndrico,



tan ancho como alto (estado 1). El cuerpo del animal es moderadamente deprimido, casi el doble de ancho que alto (estado 2)

Trochocystites es un Carpoideo muy deprimido, con los tegumentos dorsal y ventral subparalelos (estado 0). *Courtessolea* y *Jugoszovia* son animales también muy deprimidos aunque con una relación altura-anchura algo mayor que *Trochocystites* (estado 0). *Conollia* tiene una sección subcircular, algo más ancha que alta (estado 1). Finalmente *Pembrocystis* gen. nov., *Etoctenocystis*, *Gilcidia* gen. nov. y *Ctenocystis* tienen un cuerpo moderadamente deprimido con una altura equivalente a la mitad de su anchura (estado 2).

Carácter polarizado por el criterio del grupo externo (estado plesiomórfico) pero se considera desordenado al desconocer la secuencia evolutiva de los estados 1 y 2. Criterio de parsimonia de Fitch.

TABLA

Análisis filogenético de la Clase Ctenocystoidea
series de transformación de los caracteres, matriz de datos
30 caracteres, 10 taxones

	1										2										3										
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	
Trochoc	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Courtes	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Jugoszo	1	1	0	0	1	1	1	1	1	2	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
Connoli	2	1	2	0	0	0	1	2	3	1	1	2	1	1	2	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0
Pembroc	1	0	1	1	1	1	1	1	2	2	1	2	2	1	0	1	1	1	0	2	2	1	1	1	1	0	1	1	2	0	0
Ctutah	1	0	1	1	1	1	1	2	2	2	1	2	3	1	0	1	1	1	1	2	3	1	1	1	2	0	1	1	2	0	0
Ctcolod	1	0	1	1	1	1	1	2	2	2	1	2	3	1	0	1	1	1	1	-	-	1	1	1	2	0	1	1	2	0	0
Etecten	1	0	1	1	1	1	1	2	2	1	2	2	1	0	1	1	1	1	2	2	2	1	1	2	0	1	1	2	0	0	0
Gjagoi	1	0	1	1	1	1	1	2	2	1	2	3	1	1	1	1	1	1	2	2	1	1	1	2	0	2	2	2	0	0	0
Gsmithi	1	0	1	1	1	1	1	2	2	1	2	3	1	1	1	1	1	1	2	2	1	1	1	2	0	2	2	2	0	0	0

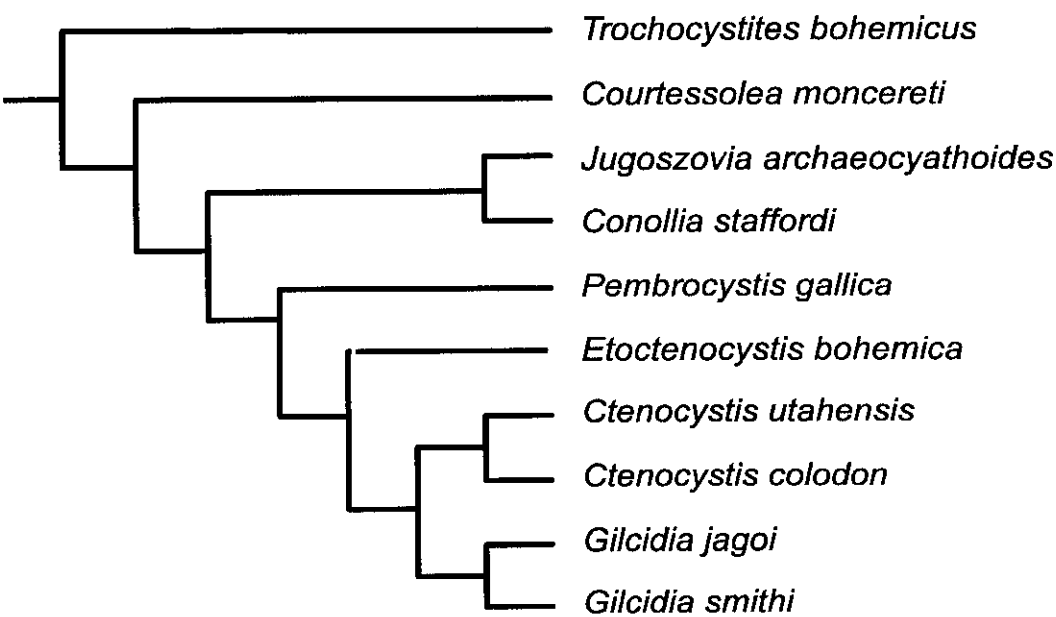
Trochoc:	<i>Trochocystites bohemicus</i> Barrande, 1887
Courtes:	<i>Courtesolea vizcainoi</i> n. gen n. sp
Jugoszo:	<i>Jugoszoia archeacyathoides</i> Dzick y Orlowsky, 1996
Connoli:	<i>Conollia staffordi</i> gen. nov. sp. nov.
Pembroc:	<i>Pembrocystis gallica</i> gen. nov. sp. nov.
Ctutah :	<i>Ctenocystis utahensis</i> Robison y Sprinkle, 1969
Ctcolod:	<i>Ctenocystis colodon</i> Ubaghs y Robison, 1988
Etecten:	<i>Etectenocystis bohémica</i> Fatka y Kordule, 1985
Gjagoi :	<i>Gilcidia jagoi</i> (Jell, Burret y Banks, 1985) com. nov.
Gsmithi:	<i>Gilcidia smithi</i> (Ubaghs, 1987) com. nov.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Construcción del cladograma

La matriz de datos de Ctenocystoidea (tabla adjunta) fue procesada en una primera aproximación mediante el programa Hennig86 (FARRIS 1988), si bien los análisis posteriores se efectuaron con PAUP 3.1.1 (una actualización de la versión 3.0; SWOFFORD 1990).

Tras una primera búsqueda del árbol más parsimonioso con el algoritmo “Branch and bound” se realizó una búsqueda exhaustiva (opciones empleadas: maxtrees=100; colapso de ramas de longitud cero como politomias y árboles no enraizados). Tras un periodo de 17 minutos (en un PC 486 dx50 en entorno Executor ver. 2.0 de la compañía Ardi emulando Macintosh) en el que se analizaron 2027025 topologías con una longitud máxima de 112 pasos y mínima de 51 (longitud media de 99,55 pasos y desviación típica de 10,76), se obtuvo un árbol único de longitud 51pasos que es mostrado en la figura adjunta. En este punto hay que destacar que el cálculo de la longitud mínima teórica para esta matriz sería de 50 pasos.



Análisis filogenético interno
Árbol más parsimonioso

Diagnosis del árbol obtenido

Estadísticos descriptivos

Longitud del árbol = 51

Índice de Consistencia (CI) = 0.980

Índice de Homoplasia (HI) = 0.020

Índice de Retención (RI) = 0.984

Índice de Consistencia Reescalado (RC) = 0.965

CI excluyendo caracteres no informativos (7, 8, 15 y 23) = 0.977

HI excluyendo caracteres no informativos = 0.023

Los valores obtenidos para los estadísticos utilizados resultan ser muy cercanos a sus respectivos valores óptimos. Así, la longitud del árbol más parsimonioso obtenido (51 pasos) resulta ser muy próxima a la longitud mínima posible (50 pasos). Igualmente los índices CI, RI y RC son muy próximos a su valor máximo (1) y así como el índice de Homoplasia que resulta ser muy próximo a su valor mínimo (0).

Si excluimos los caracteres filogenéticamente no informativos (aquellos que representan autapomorfías de los taxones analizados: Caracteres 7, 8, 15 y 23) los valores de estos estadísticos varían ligeramente sin que las diferencias sean significativas:

Longitud del árbol = 44

Índice de Consistencia (CI) = 0.977

Índice de Homoplasia (HI) = 0.023

Índice de Retención (RI) = 0.983

Índice de Consistencia Reescalado (RC) = 0.961

La reducción observada en la longitud del árbol no es significativa, pues si bien ha habido una reducción en su valor absoluto, resulta ser consecuencia directa del menor número de caracteres contemplados en el análisis. Los 4 caracteres eliminados permitían 7 cambios de estado; así la longitud del árbol más parsimonioso una vez eliminados del análisis los caracteres

filogenéticamente no informativos serían de 44 pasos ($51-7=44$) y la longitud mínima posible sería de 43 pasos. MADDISON y MADDISON 1992 advierten la posibilidad de un incremento de la bondad del índice de consistencia (y por lo tanto de los demás estadísticos) al considerar autapomorfías en el análisis. En nuestro caso, la consideración de las autapomorfías introducidas en la matriz de datos (esto es, los caracteres filogenéticamente no informativos) no afecta significativamente a la bondad de ajuste de los Índices de Consistencia y de Consistencia Reescalado que varían tan sólo en 3 milésimas. El Índice de retención es insensible a la presencia de caracteres filogenéticamente no informativos y, como es de esperar, no ha variado en absoluto.

El alto valor obtenido para el Índice de Retención ($IR=0.984$) nos indica la elevada concentración de cambios de estado en los nodos internos del árbol lejos de las ramificaciones terminales, indicando una buen soporte para los grupos monofiléticos obtenidos (SIEBERT 1992).

Confianza del árbol obtenido

Se han desarrollado varios análisis para evaluar el grado de información contenida en la matriz de datos y en el cladograma obtenido a partir de la misma. El primero de ellos es el Bootstrap, seguidamente ofreceremos los resultados del cálculo de los Índices de Soporte, la Firmeza de los Datos, así como por otros estadísticos obtenidos durante la búsqueda del árbol más parsimonioso.

► Bootstrap (-ing)

Se empleó el método de Bootstrap con búsqueda heurística del árbol más parsimonioso para cada uno de los 1000 remuestreos según los criterios del Bootstrap. Con el conjunto de los 1000 árboles se obtuvo un árbol consenso mediante el procedimiento del "50% majority-rule" sobre el que se indican el porcentaje de los 1000 árboles que contienen un clado concreto. Se

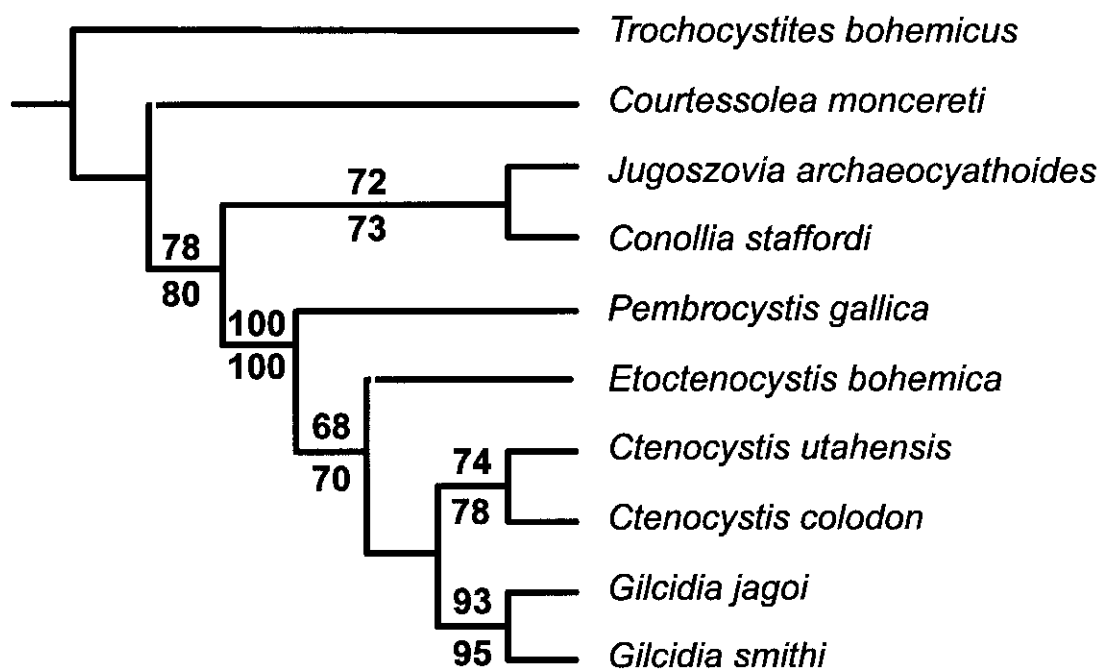
realizó un segundo análisis sobre 500 remuestreos Bootstrap. Ambos resultados se muestran en la Figura adjunta. Como ya comentaron HILLIS y BULL 1993 los resultados de un análisis no suelen coincidir con los de otro.

Con la excepción del clado *Gilcidia-Ctenocystis*, se ohan obtenido soportes bootstrap altos y muy altos (Clado Dizonida y Clado *Gilcidia*).

Hay que destacar el soporte existente para el clado Dizonida (taxones 5, 6, 7, 8, 9, y 10) que ha sido encontrado en el 100% de las réplicas bootstrap de ambos análisis. El resto de los clados están soportados por menos del 20% de los caracteres (concretamente por 1 a 3 caracteres) por lo cual, los porcentajes bootstrap $\geq 70\%$ corresponden a probabilidades $\geq 95\%$ de que el clado sea real (HILLIS y BULL 1993). Situación en la que se encuentran todos los clados excepto *Gilcidia-Ctenocystis* que tiene un índice muy bajo (53/54) y quizá *Gilcidia-Ctenocystis-Etoctenocystis* ya que este último tiene valores bootstrap cercanos a este límite del 70% (68/70).

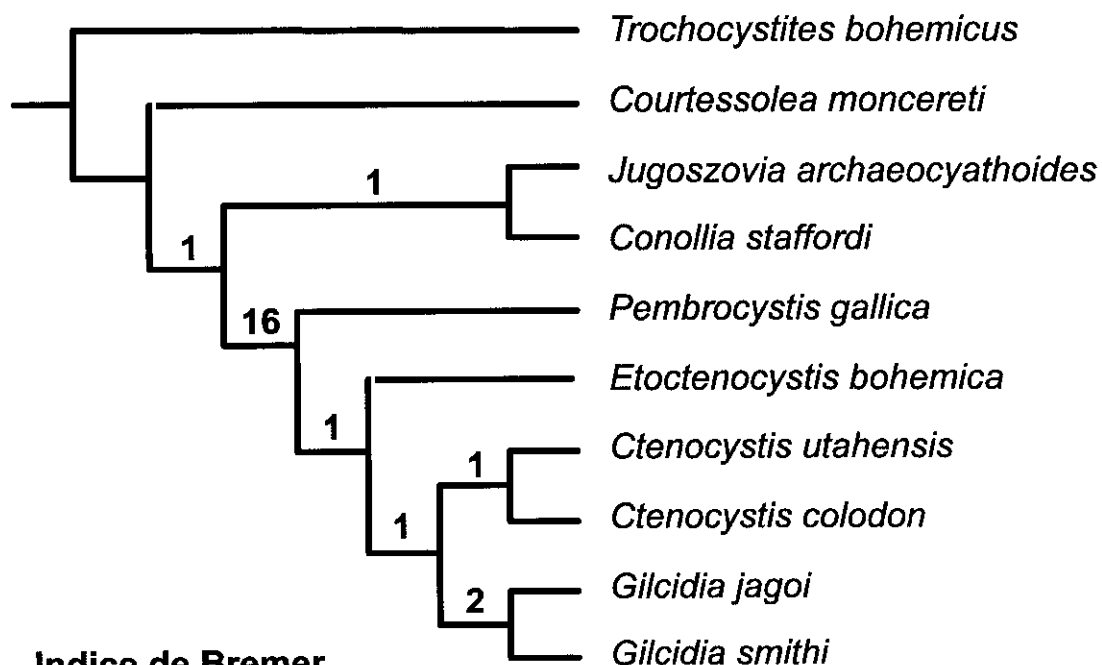
Otro clado bien soportado es el del género *Gilcidia* con un 93% y 95% lo cual indica que están soportado por al menos tres caracteres (Felsenstein 1985). El resto de los internodos tienen valores bootstrap relativamente altos, sin embargo, indican que estan soportados por caracteres ambiguos o por tan sólo un carácter no ambiguo. En este último sentido destaca el bajo soporte observado para el clado *Gilcidia-Ctenocystis* (taxones 6, 7, 8 y 9).

Análisis filogenético interno



Bootstrap

Soporte por rama, resultados de los dos análisis efectuados expresados en tantos por ciento



Indice de Bremer

Soporte por rama

- **Índice de Colapso o de Soporte de Bremer** (=Decay or Support Indices, BREMER 1988)

En nuestro caso hemos calculado los índices excluyendo los caracteres filogenéticamente no informativos ya que estos reducen sus valores y por lo tanto dificultan futuras comparaciones.

-*INDICES DE SOPORTE POR RAMA* (=branch support):

Quedan representados en el arbol adjunto, el máximo valor se corresponde con el clado Dizonida. El resto de los valores soportan la mayor parte de los clados.

-*SOPORTE TOTAL DEL ÁRBOL* (t, KÄLLERSJÖ *et al.*, 1992)

$$t = \sum b = 1 + 1 + 16 + 1 + 1 + 1 + 2 = 23$$

El Soporte Total del árbol es siempre menor o igual que la longitud mínima posible.

-*INDICE DE SOPORTE TOTAL* (t_i , BREMER 1994)

El índice de Soporte Total proporciona una medida de la estabilidad del árbol desde el punto de vista de “resolución soportada”. Calculamos el Índice de Soporte Total como la relación entre el Soporte Total del árbol (t) y la longitud del árbol más parsimonioso (L):

$$t_i = \frac{t}{L} = \frac{23}{44} = 0,5227$$

de nuevo nos encontramos ante un elevado valor para el clado Dizonida (taxones 5, 6, 7, 8, 9 y 10), de hecho este contribuye en casi un 70% al valor final del índice. El resto de los internodos tiene un soporte bajo, si bien *Gilcidia* tiene un valor mayor.

► **Firmeza de los Datos de Goloboff**

Entre los datos de salida del programa PAUP se encuentran dos de los estadísticos necesarios para calcular este índice: la longitud media de todos los posibles árboles calculados a partir de la matriz de datos ($\bar{S}=99,5$), la longitud del árbol más parsimonioso ($S= 51$). La longitud mínima teórica (M), calculada como la suma de los, posibles cambios de estado para cada carácter también nos la ofrece PAUP. Calculamos el índice DD como sigue:

$$DD = \frac{\bar{S} - S}{S - M} = \frac{99,55 - 51}{99,55 - 50} = 0,9798$$

DD tiene un valor altísimo, y nos muestra que el conjunto de los datos apenas presenta conflictos internos (GOLOBOFF 1991). Así, existe un grupo de árboles muy pequeño de longitud reducida que pueden explicar los datos observados sin que la resolución del cladograma sea debida a casualidad (SIEBERT 1992). Si ahora calculamos el porcentaje de árboles de longitudes menores comprobaremos esta observación.

Mediante búsqueda exhaustiva se han obtenido 2.027.025 árboles con longitudes comprendidas entre 51 pasos y 112 (incluyen los datos filogenéticamente no informativos. El 10% inferior de las categorías observadas (longitudes comprendidas entre los 51 pasos y los 56) representan el 0,0005% de todas las topologías encontradas y el 5% inferior de las categorías observadas (L 51-53) representan el 0,00003% de todas las topologías observadas.

Finalmente debemos comentar que el elevado valor del estadístico g_1 ($g_1= 0,9570$) indica una fuerte asimetría en la distribución de frecuencias de las longitudes de los árboles hacia los valores más elevados lo cual representa una fuerte señal filogenética en los datos ya que hay muy pocos árboles con topologías subóptimas (HUELSENBERCK 1991 y HILLINS 1991).

Exploración del árbol obtenido y optimización de Caracteres

El árbol más parsimonioso obtenido fue explorado mediante el programa MacClade 3 (MADDISON y MADDISON 1992) con posterioridad actualizado a la versión 3.07 (julio, 1997). Este programa permite manipular un árbol y analizar la evolución de los caracteres en ese árbol original y en aquellas topologías derivadas que obtenemos al modificar un árbol determinado.

Colapso de ramas

Entre las modificaciones de la topología original que han resultado ser más reveladoras encontramos la creación de politomías al colapsar una rama concreta en el nodo inmediatamente anterior.

MacClade permite considerar dos interpretaciones diferentes de las politomías (MADDISON 1989, MADDISON y MADDISON 1992):

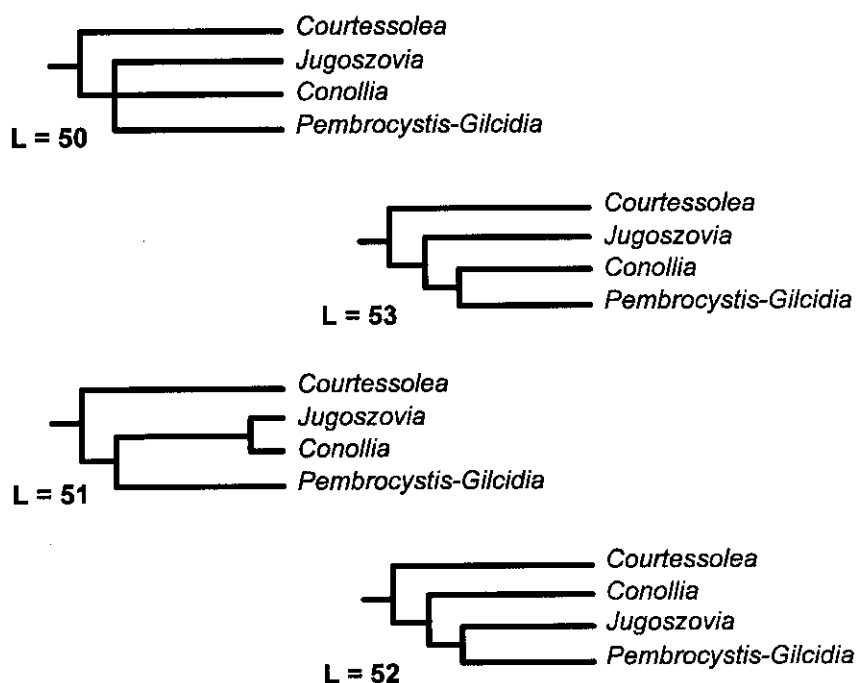
- 1.- como aquellas regiones de una reconstrucción filogenética ambiguas o de incertidumbre (las denominadas “soft’ polytomies”) y
- 2.- como eventos de especiación múltiple (las denominadas “hard’ polytomies”)

Las diferencias entre ambos tipos de politomias son sustanciales tanto en el ámbito teórico como en el eminentemente práctico. Las “Soft polytomies” representan efectivamente regiones de un cladograma donde la solución es ambigua o incierta. Se trata de áreas que surgen como consecuencia de una baja resolución o, dicho de otra forma, surgen como limitaciones de la información disponible. Por lo tanto la situación de una rama en ese nodo no es fija, ya que podría resolverse según alguno de las ramificaciones dicótomas posibles; se trata de ubicaciones temporales (de ahí el nombre soft polytomies; MADDISON 1989). Por otra parte, las “Hard polytomies” representan eventos reales de especiación múltiple en los que no existen ambigüedades en la solución de la politomía y por lo tanto las ramas se encuentran fijas en esa posición concreta (de ahí el nombre de “hard polytomies”; MADDISON 1989).

La reconstrucción de la evolución de los caracteres en una politomía requiere de algoritmos bien distintos para ambos tipos de politomías. La mayor parte de la literatura cladista interpreta las politomías en el sentido dado en MADDISON y MADDISON 1992 para las "soft polytomies". Sin embargo, la mayor parte de las aplicaciones informáticas implementan algoritmos para resolver las politomías como "hard polytomies" ya que resultan ser mucho más sencillos de programar que aquellos diseñados para resolver las "soft polytomies" (MADDISON y MADDISON 1992):

En el árbol más parsimonioso encontrado ($L=51$) se han colapsado sucesivamente las diferentes ramas obteniendo así diferentes árboles con diferentes politomías. Al considerar las politomías obtenidas por este procedimiento como "soft polytomies" descubrimos que la presencia de politomías en los diferentes nodos de la topología original representa un aumento de la longitud total para todos los nodos considerados excepto para el nodo del clado *Jugoszovia-Conollia*. Este último árbol politómico reduce su longitud al mínimo posible: $L=50$ ($L=43$ si no consideramos los caracteres no informativos).

Las posibles soluciones dicótomas de esta politomía son expresadas en la siguiente figura:

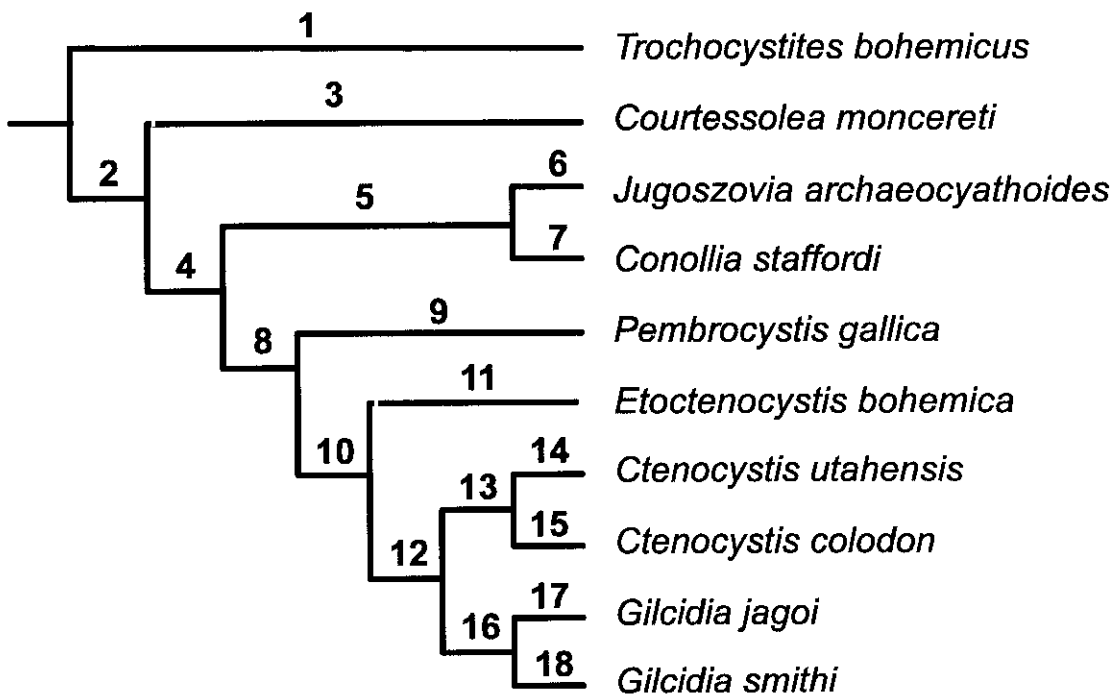


Observamos como la solución más parsimoniosa es la ofrecida inicialmente por PAUP, no obstante, y a pesar de que parece haber una tencencia hacia la reducción del esqueleto corporal en el clado *Jugoszovia-Conollia* , esta situación nos alerta acerca de la posibilidad de la no-existencia real de este clado.

Evolución de los caracteres y su optimización

Ahora, una vez conocida la topología óptima trataremos de ver la evolución de los caracteres a lo largo de la misma. mediante este proceso trataremos de comprender las tendencias evolutivas, identificar las homolplasias y asignar estados en aquellas áreas de incertidumbre en las que *a priori* no es posible establecer los estados. Este proceso es conocido como optimización de caracteres.

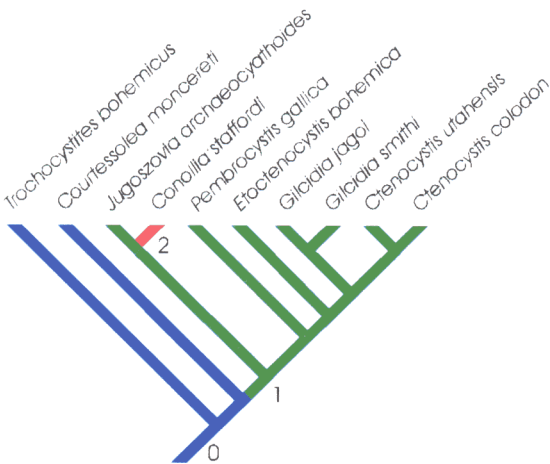
Como ayuda se han numerado los internodos de la siguiente forma:



Análisis filogenético interno
Árbol más parsimonioso, notación de los nodos

Carácter 1: Marco de placas marginales.

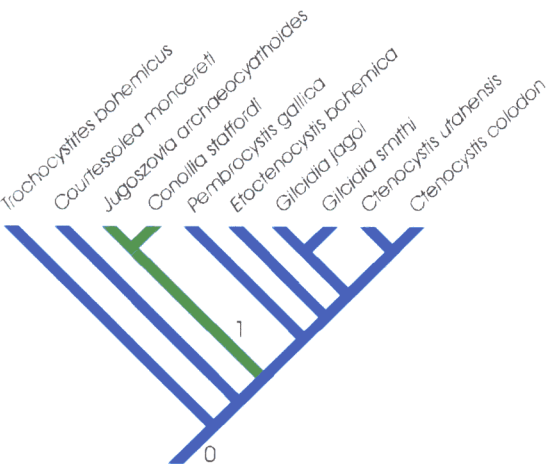
- Estado 0: Presencia de un marco inferior de placas marginales; marco superior de placas marginales ausente.
- Estado 1: presencia de un marco inferior y otro superior superpuesto;
- Estado 2: marco de placas marginales ausente



La condición plesiomórfica es la presencia de un marco inferior de placas marginales (estado 0) tal y como lo presentan *Trochocystites* y *Courtessolea*. En el internodo 13 aparece el marco superior de placas marginales tal y como lo poseen *Jugoszoia* y los *Dizonida*. En el internodo 4 encontramos una reversión al perderse ambos marcos.

Carácter 2: Tamaño de las placas marginales inferiores.

- Estado 0: conspicuas, grandes y bien diferenciadas.
- Estado 1: residuales o ausentes.



El estado 1, que aparece en el internodo 14, resulta sinapomórfico e implica una reducción importante de la masa esquelética con respecto a la condición simplesiomórfica (estado 0). Sin embargo como discutiremos, esta sinapomorfía podría ser un artefacto y tratarse realmente de una homoplasia no detectada en el análisis.

Carácter 3: Placas marginales laterales y posteriores

Estado 0: en norma inferior presentan una forma y estructura similar entre sí

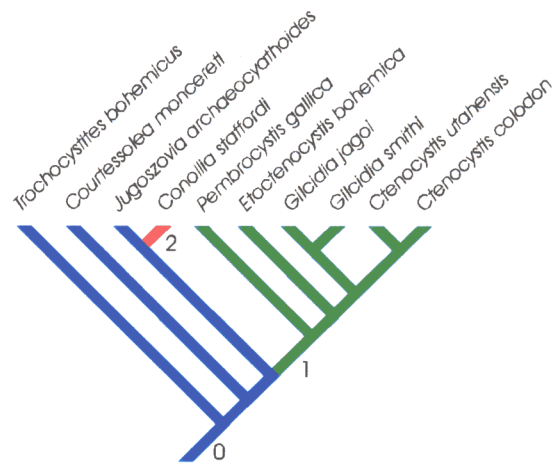
Estado 1: presentan evidentes diferencias estructurales entre ellas

Estado 2: ausentes.

El estado plesiomórfico se encuentra presente en *Trochocystites*, *Courtessolea* y *Jugoszovia*; estos tres taxones muestran unas placas marginales que no presentan grandes diferencias entre ellas. Desde este estado aparecen

independientemente los estados

derivados 1 y 2. La pérdida de las placas marginales se produce en el internodo 4 y así lo encontramos en *Conollia*. Por otra parte, como autapomorfía del clado Dizonida (internodo 15), se produce una diferenciación de los osículos marginales de tal manera que podemos llegar a identificarlos cuando son encontrados aislados.

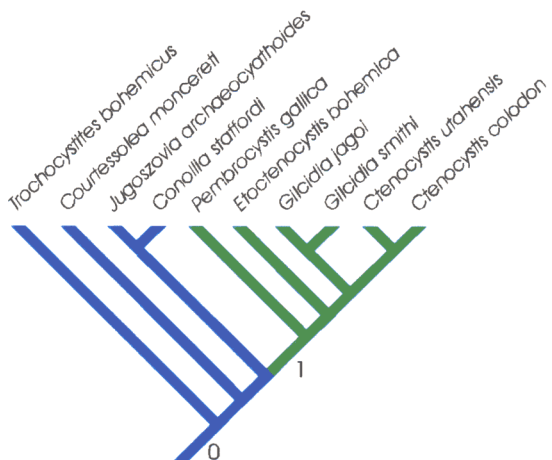


Carácter 4: Placas SFD y SFI

Estado 0: ausentes o no diferenciadas

Estado 1: presentes y bien diferenciadas.

La presencia de placas SFD y SFI resulta ser una autapomorfía del Clado Dizonata (internodo 15).

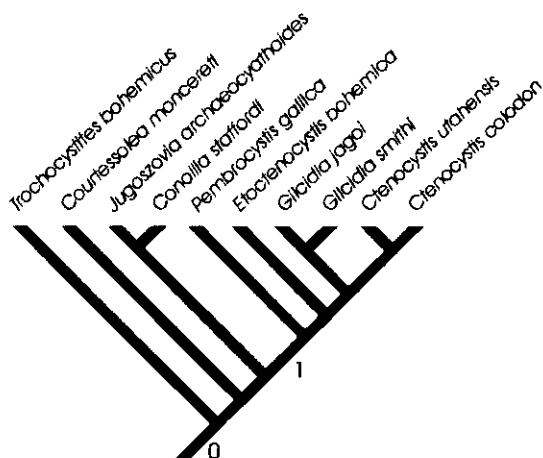


Carácter 5: Placas laterales y posteriores del marco superior

Estado 0: ausentes o poco diferenciadas.

Estado 1: conspicuas y bien diferenciadas

La presencia de un marco marginal superior completo, formado por grandes placas bien diferenciadas resulta ser una autapomorfía del Clado Dizonata (internodo 15).

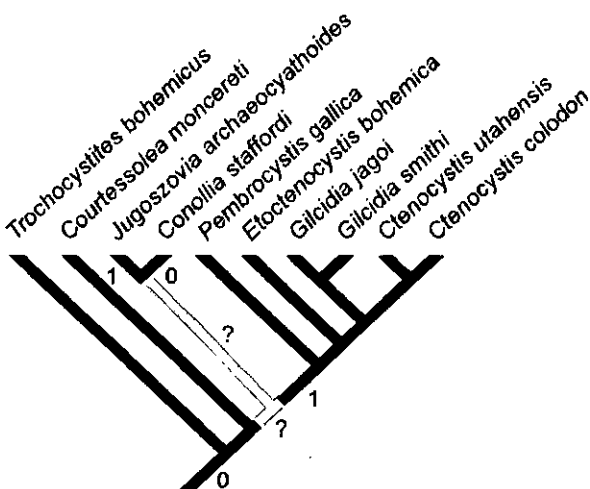


Carácter 6: piramide anal

Estado 0: sin placas marginales que la rodeen

Estado 1: rodeada por placas marginales y situada entre el marco superior y el inferior.

Este Carácter es ambiguo ya que desconocemos el estado en los internodos 13 y 14. Tras el análisis hemos obtenido para este carácter un índice de consistencia, homoplasia y retención de 0,5, así como un índice de retención reescalado de 0,5. El estado plesiomórfico aparece en *Trochocystites* y *Courtessolea* y el apomórfico aparece en el clado Dizonida. El problema de ambigüedad surge por la aparición en *Jugoslovica* del estado apomorfo (1) y en *Conollia* del estado plesiomorfo (0), por lo que en el internodo 14 la asignación de estado no es en principio posible y por lo tanto tampoco en el internodo 13.



Optimizando con ACCTRAN podemos asignar a estos dos internodos el estado apomórfico y por lo tanto este estado aparecería en el internodo 13 y en el internodo 4 se produciría una reversión hacia el estado plesiomórfico.

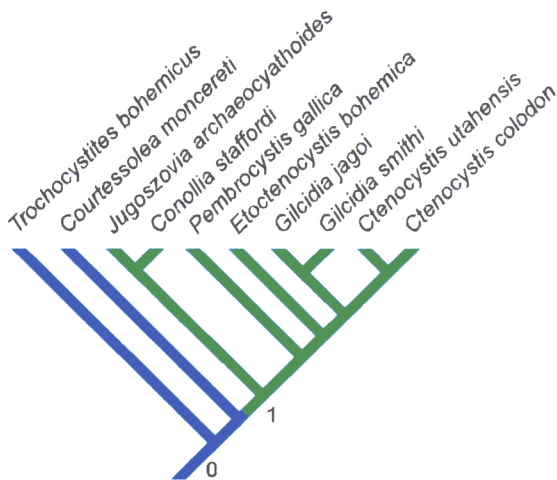
Trochocystites presenta la pirámide anal en posición dorsal en el ángulo anterior izquierdo del tegumento dorsal por encima del marco marginal. En *Courtessolea* la pirámide anal se sitúa en el extremo posterior en la línea media del cuerpo en una depresión del marco marginal que es único. La aparición del segundo marco (el marco dorsal, ver carácter 1) es concomitante con la aparición del estado 1 pues la pirámide anal queda situada entre ambos marcos. La reducción esquelética de *Conollia* implicará lógicamente una reversión al carácter plesiomórfico al desaparecer los marcos marginales presumiblemente presente en sus ancestros (ver Carácteres 1 y 2). Por lo tanto, no podría considerarse homóloga en *Conollia* y *Courtessolea* la ausencia de placas marginales rodeando el ano, ya que *Conollia* carece de marginales y *Courtessolea* no tiene supramarginales. Estas circunstancias explicarían satisfactoriamente los problemas de asignación a los internodos 13 y 14 ya mencionados.

Carácter 7: rastrellum y ctenidio

Estado 0: ausentes

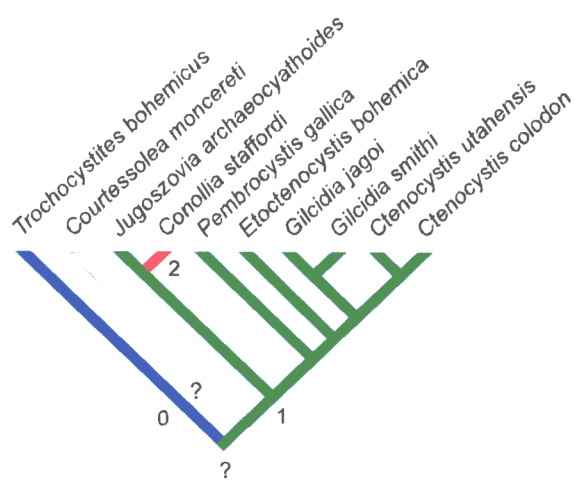
Estado 1: presentes

El estado 1 resulta ser una sinapomorfía del grupo interno a *Courtessolea* y el estado 0 lo es para *Trochocystites* (grupo externo), por lo tanto este carácter no es informativo. Si bien, previo al análisis hemos considerado el estado 0 como plesiomórfico siguiendo el criterio de polaridad del grupo externo, a posteriori comprobamos la ambigüedad que se produce en la rama basal (internodo 11) al desconocer cual de los dos estados es el plesiomórfico. Este estado será discutido en el capítulo de evolución.



Carácter 8: lengüetas posteriores de las placas ICI e ICD

- Estado 0: placas ausentes o indiferenciadas.
- Estado 1: placas ICI e ICD con lengüetas.
- Estado 2: placas ICI e ICD sin lengüetas.

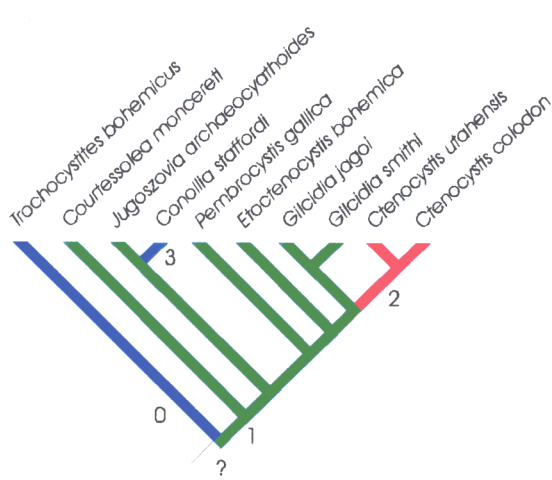


Los estados 0 y 2 corresponden a autapomorfías de *Trochocystites* y *Conollia* respectivamente y el estado 1 se atribuye al resto de los taxones por lo tanto este carácter no es filogenéticamente informativo al no dar información sobre las relaciones filogenéticas internas del grupo a sistematizar. Así los índices de

retención, homoplasia y consistencia reescalado tienen valores de 0 y el de consistencia tiene valor 1 al no presentar conflictos.

Carácter 9: longitud de las lengüetas posteriores de las placas ICI e ICD

- Estado 0: placas ausentes o indiferenciadas.
- Estado 1: placas con lengüetas largas
- Estado 2: placas con lengüetas muy cortas
- Estado 3: placas sin lengüetas.



Este carácter es una ampliación del carácter anterior al diferenciar estados respecto a las proporciones de la lengüeta. El comportamiento filogenético de este carácter es similar al anterior, la diferencia esencial radica en el estado 2 que aparece en el internodo 19 y agrupa a las especies *Ctenocystis utahensis* y *Ctenocystis colodon* en el

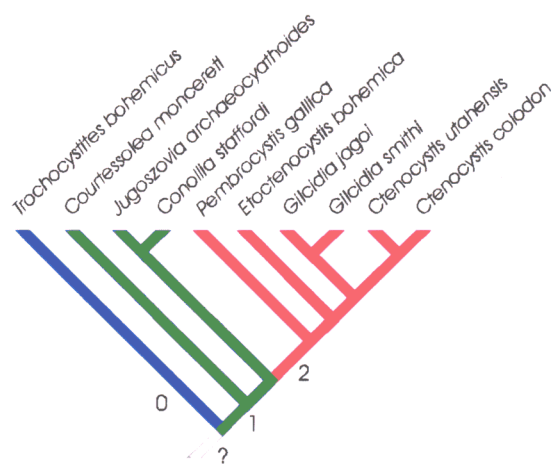
género *Ctenocystis*, se trata por lo tanto de una autapomorfía de este género.

La presencia de lengüetas largas (estado 1) aparece en posición basal en el internodo 8 tratandose de una plesiomorfía para la Clase Ctenocystoidea. Una posterior reducción en el tamaño de estas lengüetas (estado 2) aparece, como hemos mencionado anteriormente, en el internodo 19 como una apomorfía del género *Ctenocystis*. Otra reducción en el tamaño, en esta ocasión hasta la desaparición de esta estructura (estado 3) surge como una autapomorfía del género *Conollia* en el internodo 4.

Carácter 10: Placas IFD e IFI

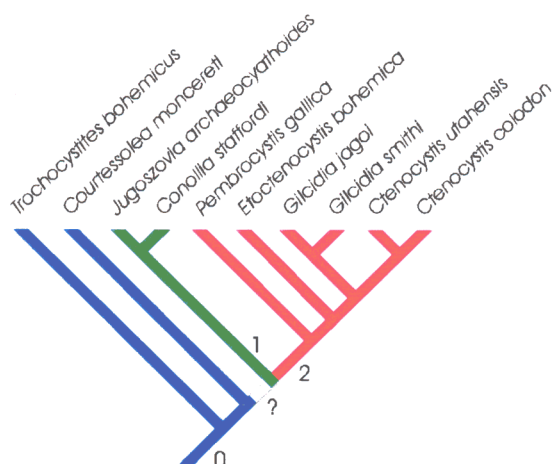
- Estado 0: ausentes o no diferenciadas.
- Estado 1: no forman parte del sistema de placas marginales.
- Estado 2: forman parte del sistema de placas marginales.

Este Carácter presenta una ambigüedad basal (internodo 11) debida a que el estado 0 es una autapomorfía del grupo externo y por lo tanto no es posible establecer la plesiomorfía del Carácter. Por otra parte la incorporación de las placas IFI e IFD al marco marginal (estado 2) se produce en el internodo 15 como un estado derivado del estado 1, resultando ser una sinapomorfía de los Dizonida.



Carácter 11: sección del marco de placas marginales

- Estado 0: aproximadamente triangular, con los laterales convexos o aplanados.
- Estado 1: oblonga, aplanada o indistinta de las placas de los tegumentos dorsal y ventral
- Estado 2: con forma de T, con los laterales muy concavos.



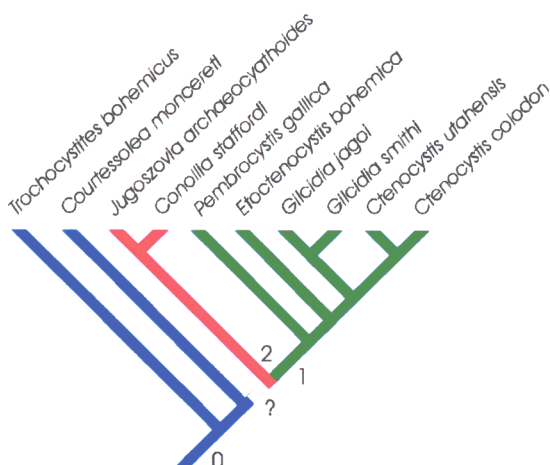
El estado plesiomórfico está bien establecido al ser compartido por el grupo externo y la primera rama del grupo interno (*Courtessolea*). La ambigüedad existente en el internodo 13 aparece ante la imposibilidad de seleccionar para el internodo 13 uno de estos los dos estados presentes en las ramas derivadas. El estado 2 es una sinapomorfía de los Dizonida (internodo 14) y el estado 1 es una autapomorfía del clado *Jugoslovicia-Conollia* (internodo 14). Esta ambigüedad tampoco se resuelve mediante la optimización ACCTRAN.

Carácter 12: compleción del marco de placas marginales

Estado 0: muy robusta con estereoma denso.

Estado 1: formas gráciles con estereoma poco denso

Estado 2: placas marginales residuales o ausentes.



Este Carácter presenta una topología de transformación de estados similar a la que presenta el Carácter anterior. El estado plesiomórfico está bien establecido al ser compartido por el grupo externo y la primera rama del grupo interno (*Courtessolea*). El estado 1 resulta ser una sinapomorfía de los Dizonata (internodo 15) y el estado 2 lo es para el clado *Jugoslovicia-Conollia* (internodo 14). El problema de ambigüedad existente en el internodo 13 surge ante la imposibilidad de seleccionar para el internodo 13 uno de los dos estados presentes en las ramas derivadas. Esta ambigüedad tampoco se resuelve mediante la optimización ACCTRAN. Sin embargo, al tener en cuenta el significado

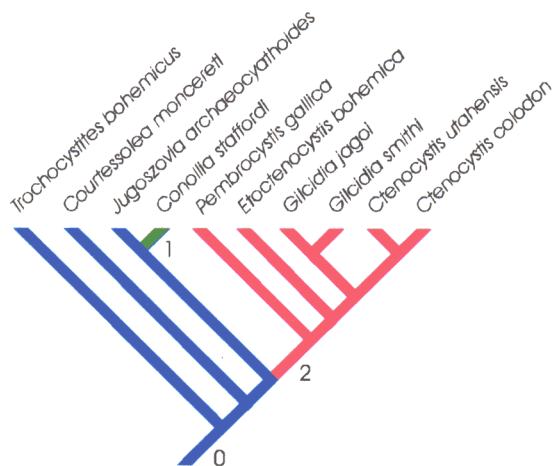
biológico de estos Carácteres podemos pensar como más probable la secuencia Estado 0 → Estado 1 → Estado 2 ya que supone una reducción esquelética progresiva y aparentemente resulta ser más lógica.

Carácter 13: placas SOD y SOI

Estado 0: multiples, compuestas por numerosos osículos.

Estado 1: ausentes o no bien diferenciadas.

Estado 2: presentes, bien diferenciadas y no subdivididas.

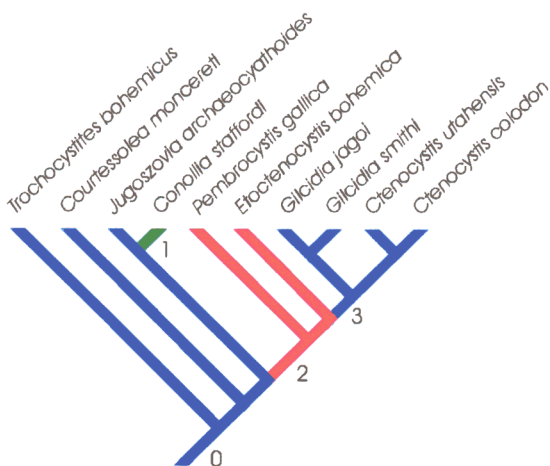


Este carácter presenta un claro estado plesiomórfico que aparece en *Trochocystites*, *Courtessolea* y *Jugoszoia*; a partir del cual aparecen independientemente los dos estados derivados. El estado 1 resulta ser una

autapomorfía para el género *Conollia* y el estado 2 (internodo 15) una apomorfía para el clado Dizonida. Estas dos tendencias evolutivas resultan consistentes, a partir de unos osículos multiples se producen dos transformaciones antagónicas: la desaparición de estas estructuras (estado 1 en *Conollia*) o el realce por fusión de estos osículos o el hiperdesarrollo de uno de ellos (estado 2 en los Dizonida).

Carácter 14: aspecto de las placas SOD y SOI

- Estado 0: placas múltiples
- Estado 1: ausentes.
- Estado 2: alargadas, unas tres veces mas anchas que largas.
- Estado 3: de contorno ovalado, unas dos veces mas anchas que largas.



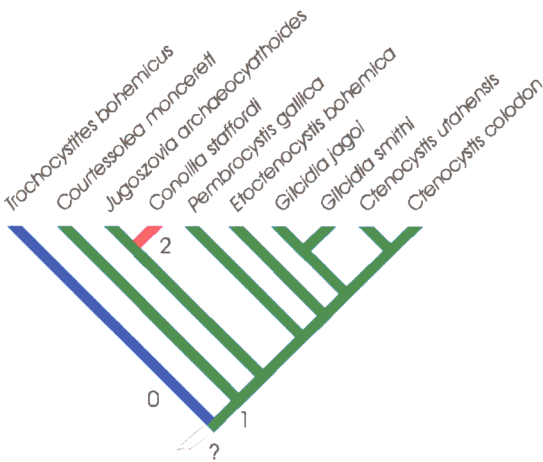
Ctenocystis. El estado 1, al igual que en el carácter 13, es una autapomorfía de *Conollia*.

Este carácter es una ampliación del anterior al diferenciar en el estado 2 del carácter 13 dos estados diferenciados. El estado 2 es derivado del estado plesiomórfico (estado 0) y caracteriza a *Pembrocystis* y *Etoctenocystis*. En el internodo 17 aparece el Estado 3 como una autapomorfía para el clado *Gilcidia*-

Carácter 15: forma de la placa SOC

- Estado 0: aplanada, de contorno cuadrangular, sin quilla frontal
- Estado 1: con una zona basal masiva y otra vertical anterior lamelar
- Estado 2: con una zona basal atrofiada y una lamelar hiperdesarrollada

El estado 0 resulta ser una característico del grupo externo (*Trochocystites*) y el estado 2 lo es para *Conollia*; el estado 1 se atribuye al resto de los taxones por lo tanto este carácter no es filogenéticamente informativo pues carece de información sobre las relaciones filogenéticas internas del grupo a sistematizar y así lo recogen los



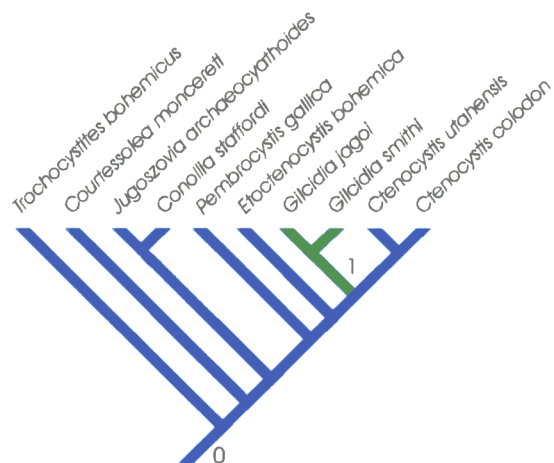
Índices de Homoplasia, retención y consistencia reescalados que ofrecen valores de 0 y el CI es de 1 pues no ocasiona conflictos

Si bien *a priori* hemos considerado el estado 0 como plesiomórfico siguiendo el criterio de polaridad del grupo externo, *a posteriori* comprobamos la ambigüedad que se produce en la rama basal (internodo 11) . Al presentar los internodos 1 y 12 dos estados diferentes (estado 0 y 1 respectivamente) no es posible conocer cual de ellos es el plesiomórfico. Esta ambigüedad no se resuelve al aplicar el criterio de optimización ACCTRAN.

Carácter 16: bordes laterales y borde posterior de la placa SOC, en norma dorsal.

Estado 0: casi rectilíneos y forman dos vértices en los ángulos postero-laterales

Estado 1: redondeados y no se diferencian ángulos en los extremos posterolaterales de esta placa.

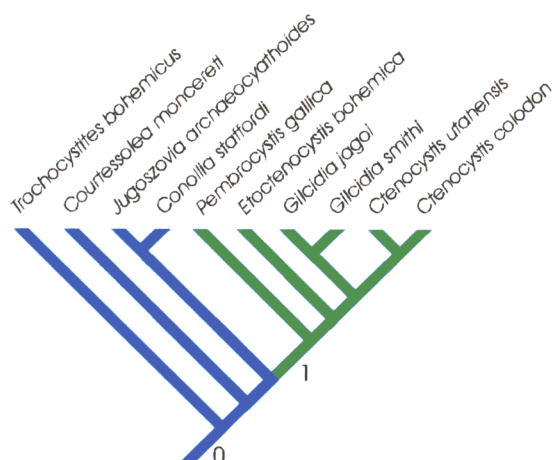


El estado 1 aparece en el internodo 18 y resulta ser una sinapomorfía del género *Gilcidia*.

Carácter 17: placas del ctenidio o marginales del labro, número

Estado 0: numerosas, al menos 20 aunque con frecuencia su número es muy superior

Estado 1: su número es igual o menor de 18.



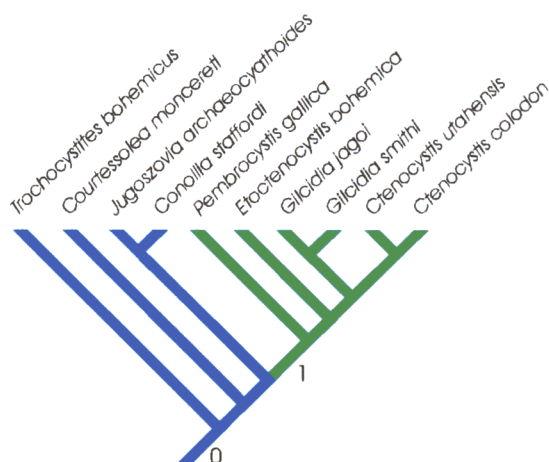
El estado 1 aparece en el internodo 15, es una sinapomorfía de los Dizonida y resulta de una reducción del número de placas ctenidiales. Este carácter, como veremos, puede estar asociado funcionalmente con los Carácteres 18, 19 y 24.

Carácter 18: estructura de la serie de placas distales del labro o ctenidio,

Estado 0: forman una serie regular que varía en tamaño pero apenas en la forma, sin alabeos.

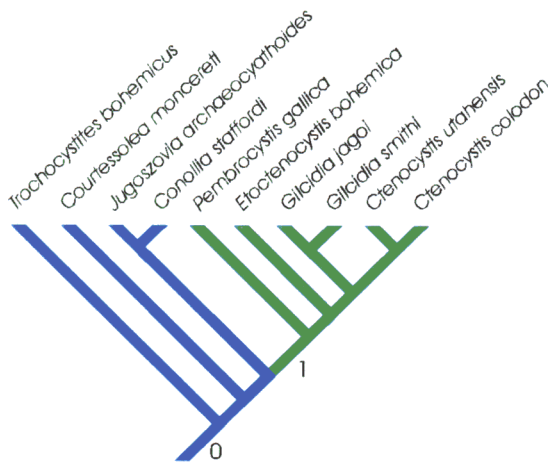
Estado 1: forman una serie que varía tanto en el tamaño como en la forma, presentan variaciones importantes entre si debidas fundamentalmente al alabeo y torsión de la lamela.

El estado 1 aparece en el internodo 15 como una autapomorfía de los Dizonida y como veremos, parece estar asociado funcionalmente con los Carácteres 17, 19 y 24.



Carácter 19: Inserción de las placas del ctenidio

- Estado 0: incluso en la cara ventral del animal
Estado 1: en la cara dorsal y hasta el lateral inferior del animal.

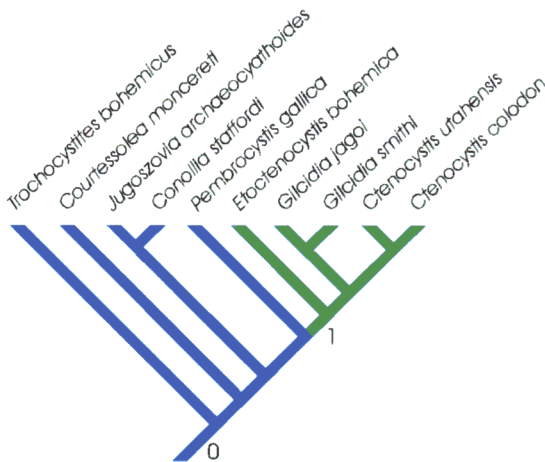


El estado 1 aparece en el internodo 15 como una sinapomorfía de los Dizonida y, como ya hemos expresado anteriormente, puede estar asociado funcionalmente con los Carácteres 17, 18 y 24.

Carácter 20: torsión de placa externa el ctenidio

- Estado 0: ausente.
Estado 1: presente.

El estado 1 aparece en el internodo 16 y es sinapomórfico para el clado Dizonidae.

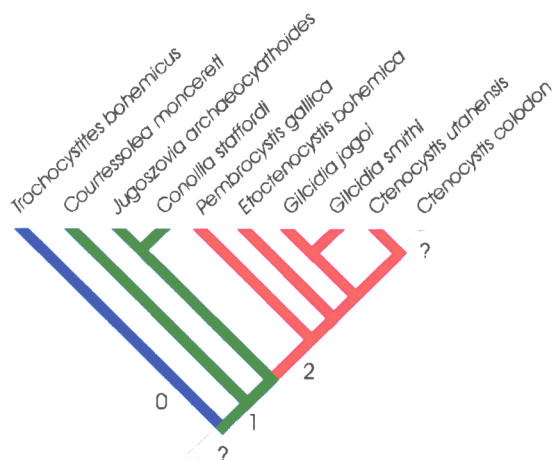


Carácter 21: procesos internos de las placas IFD e IFI que se superponen sobre las placas ICI e ICD

Estado 0: las placas IFD e IFI no se han diferenciado.

Estado 1: procesos internos de las placas IFD e IFI ausentes.

Estado 2: procesos de estas placas presentes.



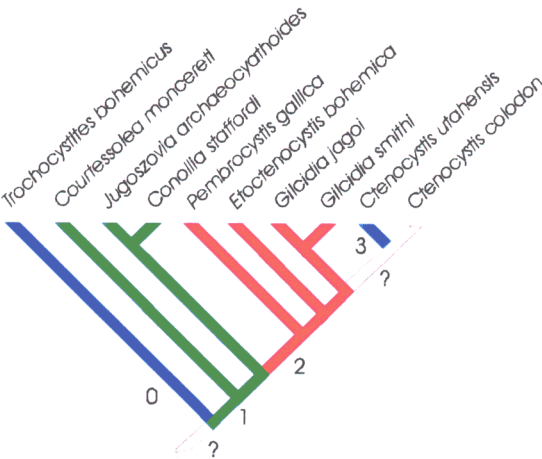
El estado 0 resulta ser una autapomorfía del grupo externo (*Trochocystites*). Si bien *a priori* hemos considerado el estado 0 como plesiomórfico siguiendo el criterio de polaridad del grupo externo, *a posteriori* comprobamos la ambigüedad que se produce en la rama basal (internodo 11). Al presentar los internodos 1 y 12

dos estados diferentes (estado 0 y 1 respectivamente) no es posible conocer cual de ellos es el plesiomórfico. Esta ambigüedad no se resuelve al aplicar el criterio de optimización ACCTRAN.

Los estados 1 y 2 se corresponden con la presencia de las placas IFI e IFD, lo cual es una sinapomorfía de los Ctenocystoideos. El desarrollo de procesos internos sobre las placas ICI e ICD (estado 2) es una sinapomorfía de los Dizonida (internodo 15) y si bien en *Ctenocystis colodon* el estado es desconocido, podríamos esperar que estos procesos esten presentes.

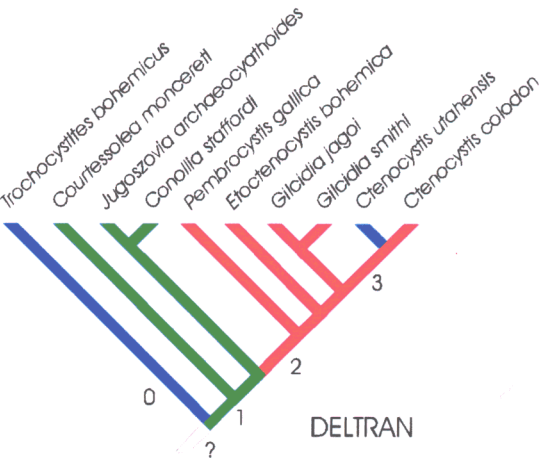
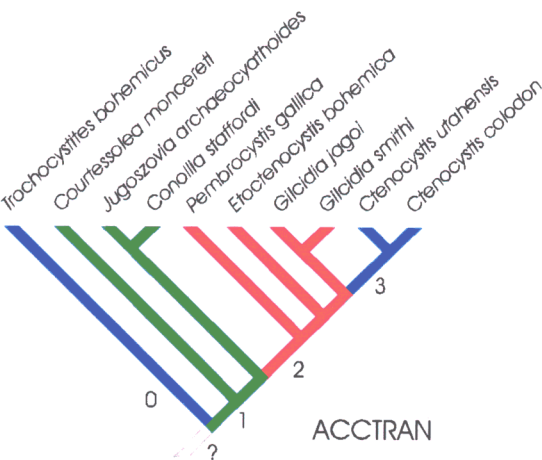
Carácter 22: grado de superposición de los procesos internos de las placas IFD e IFI sobre las placas ICI e ICD

- Estado 0: las placas IFD e IFI no se han diferenciado.
- Estado 1: procesos internos de las placas IFD e IFI ausentes.
- Estado 2: los procesos internos se superponen a las placas ICI e ICD al menos en la mitad de su anchura
- Estado 3: los procesos internos se superponen a las placas ICI e ICD en menos de la mitad de su anchura.



Este Carácter es una cuantificación del estado 1 del carácter 22 y al igual que el anterior presenta una ambigüedad basal. El estado 0 se encuentra tan solo en el grupo externo (*Trochocystites*) , por lo tanto desconocemos si es plesiomórfico o es una autapomorfía, y aunque siguiendo el criterio de polaridad del grupo externo

a priori hemos considerado el estado 0 como plesiomórfico, *a posteriori* comprobamos la ambigüedad que se produce en la rama basal (internodo 11) . Al presentar los internodos 1 y 12 dos estados diferentes (estado 0 y 1 respectivamente) no es posible conocer cual de ellos es el plesiomórfico. Esta ambigüedad no se resuelve al aplicar el criterio de optimización ACCTRAN.



Para este carácter encontramos una segunda ambigüedad en uno de los internodos terminales y subterminales (internodos 10 y 19) motivada por el desconocimiento del estado correspondiente al taxón *Ctenocystis colodon*. Los taxones *Pembrocystis* *Etoctenocystis* y las dos especies de *Gilcidia* presentan el estado 2, por lo cual el grupo formado por estos tres géneros debe presentar este estado en todos los internodos (15, 5, 16, 6, 17, 18, 7 y 8). *Ctenocystis utahensis* presenta unos procesos internos cortos (estado 3) y el problema de la ambigüedad observada es motivada por el desconocimiento del estado correspondiente al taxon *Ctenocystis colodon* ya que nos impide situar con propiedad la aparición del estado 3. Encontramos dos hipótesis posibles:

- el estado 3 resulta ser una autapomorfía de *Ctenocystis utahensis* y, por lo tanto *Ctenocystis colodon* presentaría el estado 2 o,
- el estado 3 es una sinapomorfía del género *Ctenocystis* que hemos identificado en *Ctenocystis utahensis* pero que no ha podido ser observada en *C. colodon*.

La aplicación del criterio de optimización ACCTRAN nos indica como solución del problema la segunda hipótesis filogenética y el estado 3 aparecería en el internodo 19 como una sinapomorfía del género *Ctenocystis*. El estado 2 sería una simplesiomorfía del grupo *Pembrocystis-Etoctenocystis-Gilcidia* al aparecer en el internodo 15 y el estado 1 lo sería para *Courtessolea-Pembrocystis-Conollia* y aparece en el internodo basal de *Ctenocystoidea* (internodo 12).

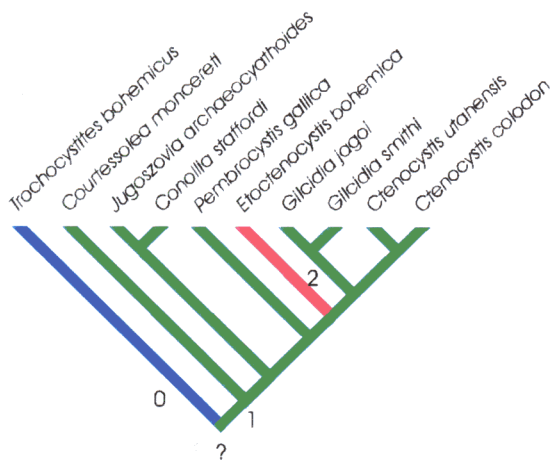
Carácter 23: puente interno entre las placas IFI e IFD

Estado 0: las placas IFD e IFI no se han diferenciado.

Estado 1: procesos internos presentes pero el puente ausente.

Estado 2: Las placas IFI e IFD establecen contacto en la línea media del animal y forman un puente sobre las placas ICI e ICD.

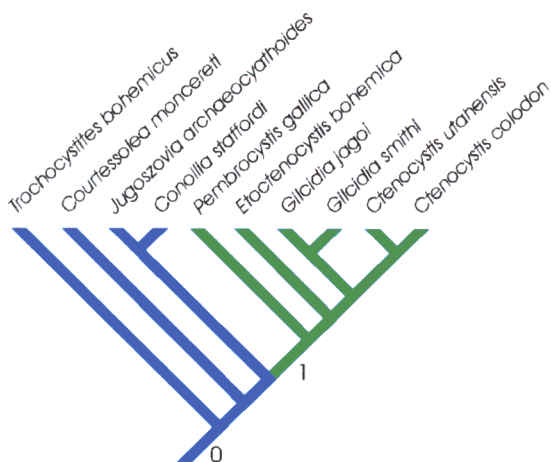
El estado 0, atribuido a *Trochocystites* puede ser bien el estado



plesiomórfico o bien puede ser una autapomorfía de este taxon. El estado 2 es una autapomorfía de *Etocystocystis*. El resto de los taxones analizados presentan el estado 1. Se trata por lo tanto de un carácter filogenéticamente no informativo pues no permite agrupamientos según sinapomorfías.

Los índices de retención, homoplasia y consistencia reescalado tienen valor de 0 para este Carácter.

Por otra parte encontramos una ambigüedad basal (internodo 11) al presentar las dos ramas derivadas estados diferentes (internodo 1 con estado 0 e internodo 12 con estado 1). Si bien *a priori* hemos considerado el estado 0 como plesiomórfico siguiendo el criterio de polaridad del grupo externo, *a posteriori* comprobamos la ambigüedad que se produce en la rama basal (internodo 11) y por lo tanto desconocemos cual es el estado plesiomórfico. En estas condiciones el criterio de optimización ACCTRAN empleado no resulta de ayuda y el estado de este internodo continúa sin atribución implícita de estado.



Carácter 24: canal lateral de la teca

Estado 0: ausente.

Estado 1: presente.

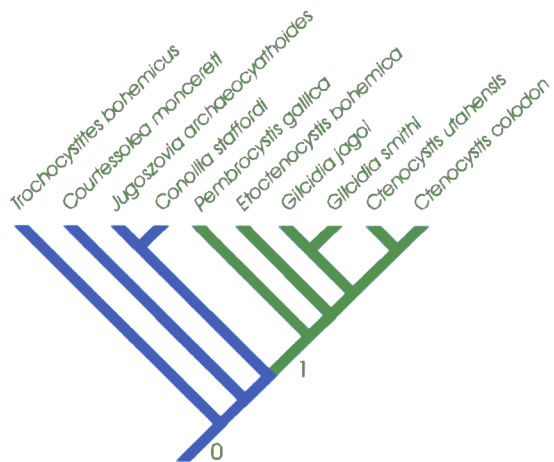
El canal lateral de la teca (estado 1) aparece en el internodo 15, resultando ser una autapomorfía de los Dizonida derivada de la condición plesiomórfica (ausencia del canal lateral). No obstante, el canal pudo estar

presente en el ancestro común de Pleurozonida y Dizonida. este punto será discutido en el capítulo Evolución.

Carácter 25: placa ILI

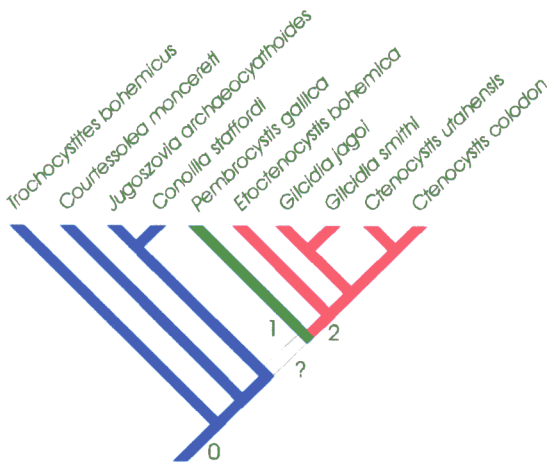
- Estado 0: ausente.
- Estado 1: presente.

La placa ILI es una autapomorfía de los Dizonata que aparece en el internodo 15.



Carácter 26: Borde posterior de la placa ILI

- Estado 0: placa no identificable.
- Estado 1: no sobrepasa el extremo anterior de la placa IPI
- Estado 2: sobrepasa el extremo anterior de la placa IPI



La ausencia de la placa ILI como tal (estado 0) es una simplesiomorfía presente en los taxones *Trochocystites*, *Courtessolea*, *Jugoszoia* y *Conollia*. El estado 2 es una sinapomorfía de los Dizonidae y aparece en el internodo 16. El estado 1 aparece como una autapomorfía de *Pembrocystis*. Sin embargo nos encontramos un problema

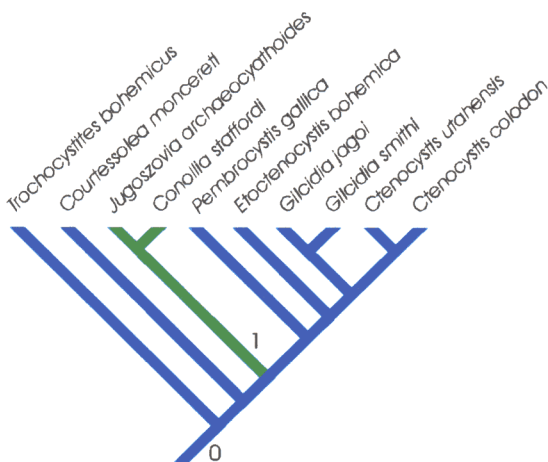
de ambigüedad para el internodo 15 motivado por los diferentes estados atribuidos a cada una de las dos ramas soportadas por este internodo (estado 1 y estado 2). En estas condiciones el criterio de optimización de Carácter es empleado (ACCTRAN) no permite una solución. La resolución de esta

ambigüedad será discutida en el capítulo de evolución ya que encontramos más probable su atribución al estado 1 que al estado 2.

Carácter 27: placas tegumentarias dorsales y ventrales

Estado 0: pequeñas y gruesas o muy gruesas con una depresión bien definida en las facetas articulares.

Estado 1: grandes, laminares, muy finas, con un diametro mucho mayor que su altura y sin surco o depresión en las caras articulares



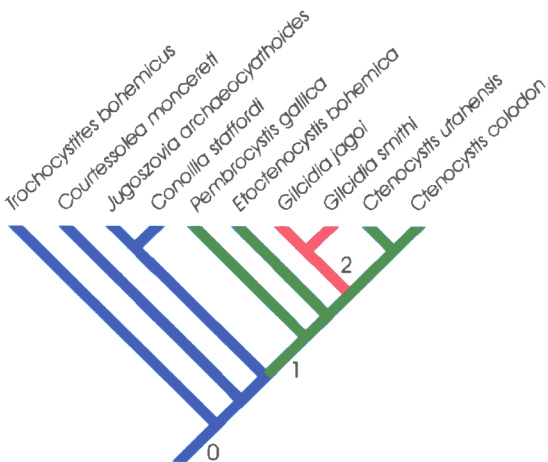
El estado 0 es simplesiomórfico. El estado 1 es una apomorfía que aparece en el internodo 14 para el clado *Jugosovia-Conollia*.

Carácter 28: distribución de las placas del tegumento infracentral

Estado 0: irregular sin ningún patrón definido

Estado 1: al tresbolillo, intercalandose segun un patrón casi regular

Estado 2: segun un patrón regular ortogonal en filas y columnas

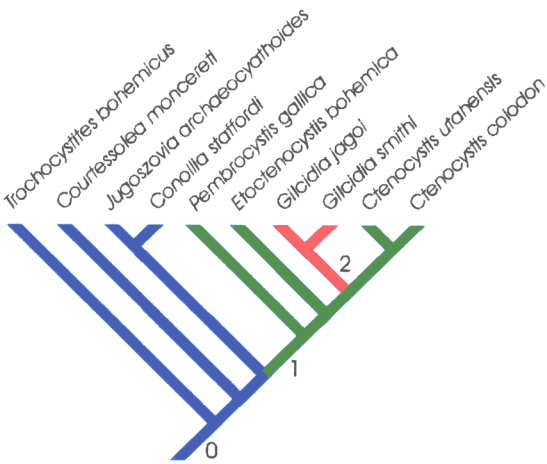


La distribución irregular de las placas del tegumento infracentral sin ningún patrón definido (estado 0) es el estado plesiomórfico. La ordenación regular aparece en el internodo 15 como una apomorfía de los Dizonida, dentro de esta distribución regular distinguimos dos estados bien diferenciados: una distribución al tresbolillo (estado 1) que

aparece en el internodo 15 como característica del grupo *Pembrocystis-Etoctenocystis-Ctenocystis* y una distribución según un patrón regular ortogonal en filas y columnas (estado 2) como sinapomorfía del género *Gilcidia*.

Carácter 29: distribución de las placas del tegumento dorsal

- Estado 0: irregular, sin dejar apenas espacio entre ellas
- Estado 1: según un patrón irregular con grandes espacios entre ellas.
- Estado 2: según un patrón regular en el que quedan grandes espacios entre las placas.



En el estado plesiomórfico las placas del tegumento dorsal se disponen apretadamente unas junto a las otras y presentan una sin ningún patrón definido (estado 0). La separación de las placas dejando grandes espacios entre ellas aparece en el internodo 15 y resulta ser una apomorfía de los Dizonida si bien

diferenciamos dos estados, el primitivo de ellos es compartido por los integrantes del plesion *Pembrocystis-Etoctenocystis-Ctenocystis* y es la distribución irregular de estos osículos (estado 1). El estado derivado resulta ser una sinapomorfía del género *Gilcidia* que presenta una distribución según un patrón regular ortogonal en filas y columnas (estado 2) y aparece en el internodo 18.

Carácter 30: sección del cuerpo

Estado 0: muy deprimida, al menos cinco veces mas ancha que alta

Estado 1: forma cilíndrica, cuerpo tan ancho como alto.

Estado 2: moderadamente deprimida, cuerpo casi el doble de ancho que alto.

El estado 2 es una sinapomorfía de los Dizonida (internodo 1) y el estado 1 una autapomorfía de *Conollia* (internodo 4). Si bien en un principio pudiera parecer lógica una secuencia de Estados para este Carácter 0→ 1→2; observamos como los estados 1 y 2 surgen de manera independiente a partir del estado plesiomórfico compartido por *Trochocystites*, *Courtessolea* y *Jugoszovia*.

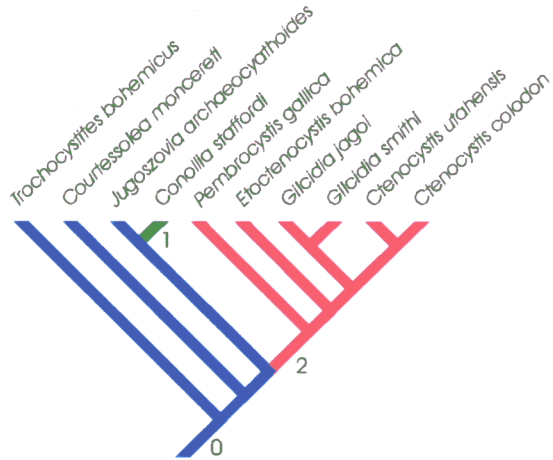


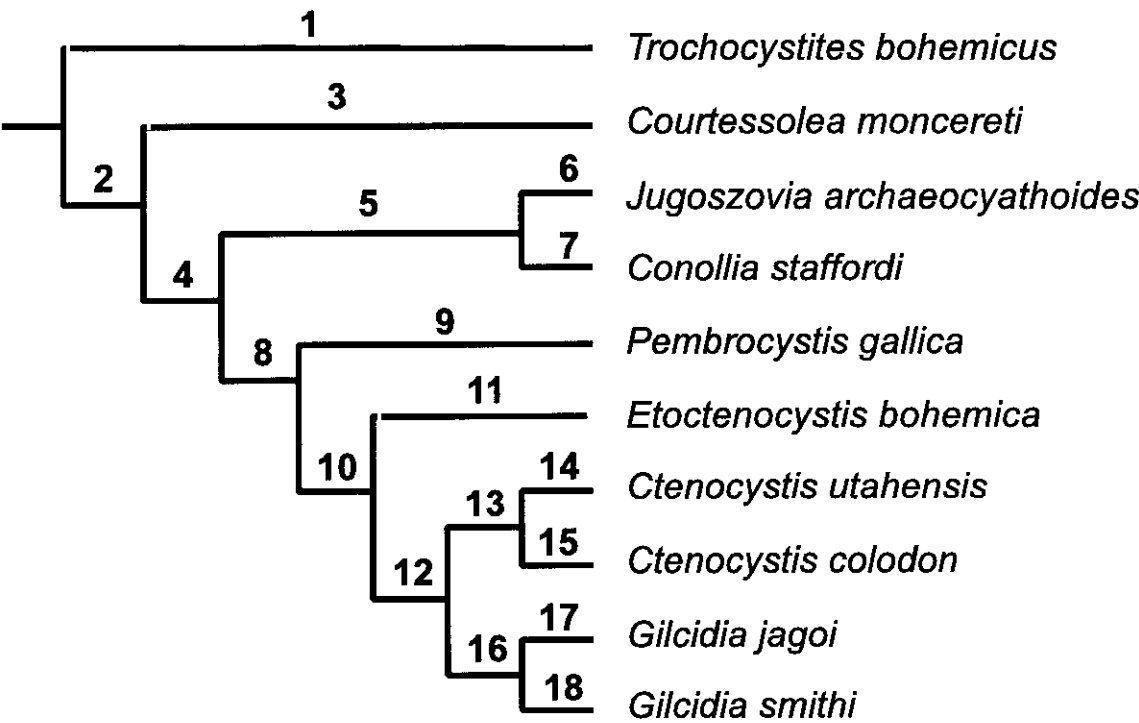
TABLA (nodos según el arbol adjunto)

Lista de cambios de estado

Carácter	CI	Pasos	Cambios de estado
1	1.000	1	nodo 2 0 ==> 1 nodo 4
		1	nodo 5 1 ==> 2 <i>Conollia</i>
2	1.000	1	nodo 4 0 ==> 1 nodo 5
3	1.000	1	nodo 5 0 ==> 2 <i>Conollia</i>
		1	nodo 4 0 ==> 1 nodo 8
4	1.000	1	nodo 4 0 ==> 1 nodo 8
5	1.000	1	nodo 4 0 ==> 1 nodo 8
6	0.500	1	nodo 2 0 --> 1 nodo 4
		1	nodo 5 1 --> 0 <i>Conollia</i>
7	1.000	1	nodo 2 1 <=> 0 <i>Trochocystites</i>
8	1.000	1	nodo 2 1 <=> 0 <i>Trochocystites</i>
		1	nodo 5 1 ==> 2 <i>Conollia</i>
9	1.000	1	nodo 2 1 <=> 0 <i>Trochocystites</i>
		1	nodo 5 1 ==> 3 <i>Conollia</i>
		1	nodo 12 1 ==> 2 nodo 13
10	1.000	1	nodo 2 1 <=> 0 <i>Trochocystites</i>
		1	nodo 4 1 ==> 2 nodo 8
11	1.000	1	nodo 2 0 --> 1 nodo 4
		1	nodo 4 1 --> 2 nodo 8
12	1.000	1	nodo 2 0 --> 1 nodo 4
		1	nodo 4 1 --> 2 nodo 5
13	1.000	1	nodo 5 0 ==> 1 <i>Conollia</i>
		1	nodo 4 0 ==> 2 nodo 8
14	1.000	1	nodo 5 0 ==> 1 <i>Conollia</i>
		1	nodo 4 0 ==> 2 nodo 8
		1	nodo 10 2 ==> 3 nodo 12
15	1.000	1	nodo 2 1 <=> 0 <i>Trochocystites</i>
		1	nodo 5 1 ==> 2 <i>Conollia</i>
16	1.000	1	nodo 12 0 ==> 1 nodo 16
17	1.000	1	nodo 4 0 ==> 1 nodo 8
18	1.000	1	nodo 4 0 ==> 1 nodo 8
19	1.000	1	nodo 4 0 ==> 1 nodo 8
20	1.000	1	nodo 8 0 ==> 1 nodo 10
21	1.000	1	nodo 2 1 <=> 0 <i>Trochocystites</i>
		1	nodo 4 1 ==> 2 nodo 8
22	1.000	1	nodo 2 1 <=> 0 <i>Trochocystites</i>
		1	nodo 4 1 ==> 2 nodo 8
		1	nodo 12 2 --> 3 nodo 13
23	1.000	1	nodo 2 1 <=> 0 <i>Trochocystites</i>
		1	nodo 10 1 ==> 2 <i>Etoctenocystis</i>
24	1.000	1	nodo 4 0 ==> 1 nodo 8
25	1.000	1	nodo 4 0 ==> 1 nodo 8
26	1.000	1	nodo 4 0 --> 1 nodo 8
		1	nodo 8 1 --> 2 nodo 10
27	1.000	1	nodo 4 0 ==> 1 nodo 5
28	1.000	1	nodo 4 0 ==> 1 nodo 8
		1	nodo 12 1 ==> 2 nodo 16
29	1.000	1	nodo 4 0 ==> 1 nodo 8
		1	nodo 12 1 ==> 2 nodo 16
30	1.000	1	nodo 5 0 ==> 1 <i>Conollia</i>
		1	nodo 4 0 ==> 2 nodo 8

Descripción del árbol: apomorfías

Con el propósito de describir los cambios producidos en la hipótesis filogenética propuesta, los internodos del árbol más parsimonioso obtenido en el análisis filogenético se han designado con números (1-19). Se sigue el criterio de asignar los cambios a los internodos, de esta manera los nodos del árbol mantienen los cambios producidos en el internodo inmediatamente anterior.



Análisis filogenético interno

Árbol más parsimonioso, notación de los nodos

Internodo 2: Sinapomorfías de la Clase Ctenocystoidea. El grupo interno se caracteriza por la existencia del rastrellum y del ctenidio (Carácter 7, estado 1) del cual las placas ICI e ICD y las placas IFI e IFD forman parte (Carácter 8, estado 0; Carácter 9, estado 0 y Carácter 10, estado 0). Si bien estas últimas aún no han desarrollado los procesos internos

que se sitúan sobre las placas ICI-ICD (Carácter 21, estado 1; Carácter 22, estado 1 y Carácter 23, estado 1). La placa supraoral (SOC) ha desarrollado un rostro anterior que divide el labro en dos campos bilateralmente simétricos (Carácter 15, estado 1), esta evolución es concomitante con la transformación de las placas del labro en las placas ctenidiales y supraorales laterales (SOD y SOL).

Los ocho caracteres que apoyan este internodo lo hacen sin que la polaridad quede bien establecida.

Internodo 4: Aparece el marco superior de placas marginales (Carácter 1, estado 1). Las placas marginales se hacen graciles (Carácter 12, estado 1) con una sección oblonga (Carácter 11, estado 1). La pirámide anal queda ubicada entre el marco superior de placas marginales y el inferior (Carácter 6, estado 1).

Soporte bootstrap de 78-80%, Soporte de Bremer de 1.

Internodo 5: Las placas marginales inferiores son residuales (como en *Jugoszovia*, Carácter 2, estado 1) e incluso también las superiores (Carácter 12, estado 2).

Soporte bootstrap de 72-73%, Soporte de Bremer de 1.

Internodo 7: autapomorfías de *Conollia staffordi*.

Internodo 8: sinapomorfías de *Dizonida*. Las placas marginales laterales y posteriores presentan, en norma inferior, evidentes diferencias estructurales entre ellas (Carácter 3, estado 1). Las placas SFD y SFI están bien diferenciadas (Carácter 4, estado 1), así como el resto de las

placas que definen el marco superior de placas marginales (Carácter 5, estado 1). Las placas IFD e IFI forman parte del sistema de placas marginales donde ocupan el extremo anterior del lateral del marco (Carácter 10, estado 2). La sección de las placas de los marcos marginales tiene forma de T con los laterales muy concavos (Carácter 11, estado 2), así se conforma un canal lateral que se extiende hacia las porciones anteriores (Carácter 24, estado 1); como esplicaremos en el capítulo de Evolución, este estado pudo aparecer en el internodo 13. Las placas SOD y SOI están presentes, bien diferenciadas y no subdivididas (Carácter 13, estado 2) y son de dos a tres veces más anchas (tr.) que largas (long.) (Carácter 14, estado 2). El número de placas que integran el ctenidio o las placas dispuestas en el margen del labro es igual o menor de 18 (Carácter 17, estado 1) y forman una serie que varía tanto en el tamaño como en la forma pues las diferentes placas presentan variaciones importantes entre sí (Carácter 18, estado 1). Las placas del ctenidio se insertan en la cara dorsal y hasta el lateral inferior del animal, los extremos de las placas del ctenidio o incluso sus porciones medias, debido a la torsión, se sitúan en la cara ventral; la zona de anclaje nunca se sitúa en la cara inferior del animal (Carácter 19, estado 1). Aparecen los procesos internos de las placas IFD e IFI que se superponen sobre las placas ICI e ICD (Carácter 21, estado 2) sobre las que se superponen al menos en la mitad de su anchura (Carácter 22, estado 2). La placa marginal ILI (Carácter 25, estado 1) sobrepasa el extremo anterior de esta placa (Carácter 27, estado 1). Las placas del tegumento infracentral presentan una distribución al tresbolillo, intercalándose según un patrón casi regular (Carácter 28, estado 1) y las superiores se distribuyen según un patrón irregular con grandes espacios entre ellas (Carácter 29, estado 1). El cuerpo del animal es moderadamente deprimido, casi el doble de ancho que alto (Carácter 20, estado 2).

Soporte bootstrap del 100% en ambos análisis, Soporte de Bremer de 16. Este clado está muy bien soportado y podemos

considerar su existencia real.

Internodo 10: Sinapomorfías de *Ctenocystidae*. La placa ctenidial externa es gruesa y revirada, adaptándose al hombro de la placa IFD o IFI (Carácter 20, estado 1). La placa marginal ILI sobrepasa el extremo anterior de la placa IPI (Carácter 26, estado 2).

Soporte bootstrap de 68-70%, Soporte de Bremer de 1. La probabilidad de la existencia real de este clado la podemos situar por encima del 95%.

internodo 11: autapomorfías de *Etectenocystis bohémica*. (Carácter 23, estado 2)

Internodo 12: Las placas SOD y SOI poseen un contorno ovalado y son unas dos veces mas anchas que largas (Carácter 14, estado 3).

Soporte bootstrap de 53-54%, Soporte de Bremer de 1. Este clado tiene un soporte bajo, no está clara su existencia real. Una solución alternativa sería situarlo entre los géneros *Ctenocystis* y *Gilcidia*, pero los datos de partida en este análisis no permiten esta posibilidad que incrementaría la longitud total del árbol.

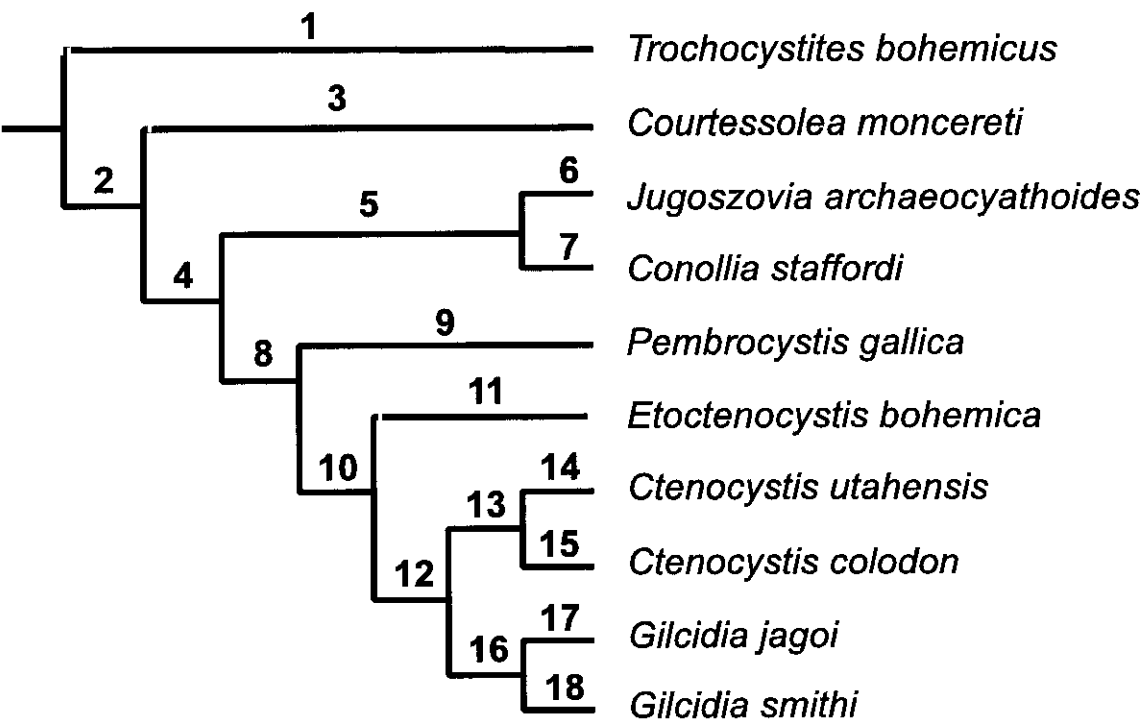
Internodo 13: sinapomorfías del género *Ctenocystis*. Las placas ICI e ICD presentan unas lengüetas posteriores muy corta y su ápice posterior apenas sobrepasa el nivel del rodete inframarginal (Carácter 9, estado 2). Los procesos internos de las placas IFI e IFD se superponen a las placas ICI e ICD en menos de la mitad de su anchura.

Soporte bootstrap de 74-78%, Soporte de Bremer de 1. Este

clado parece bien establecido ($\geq 96\%$).

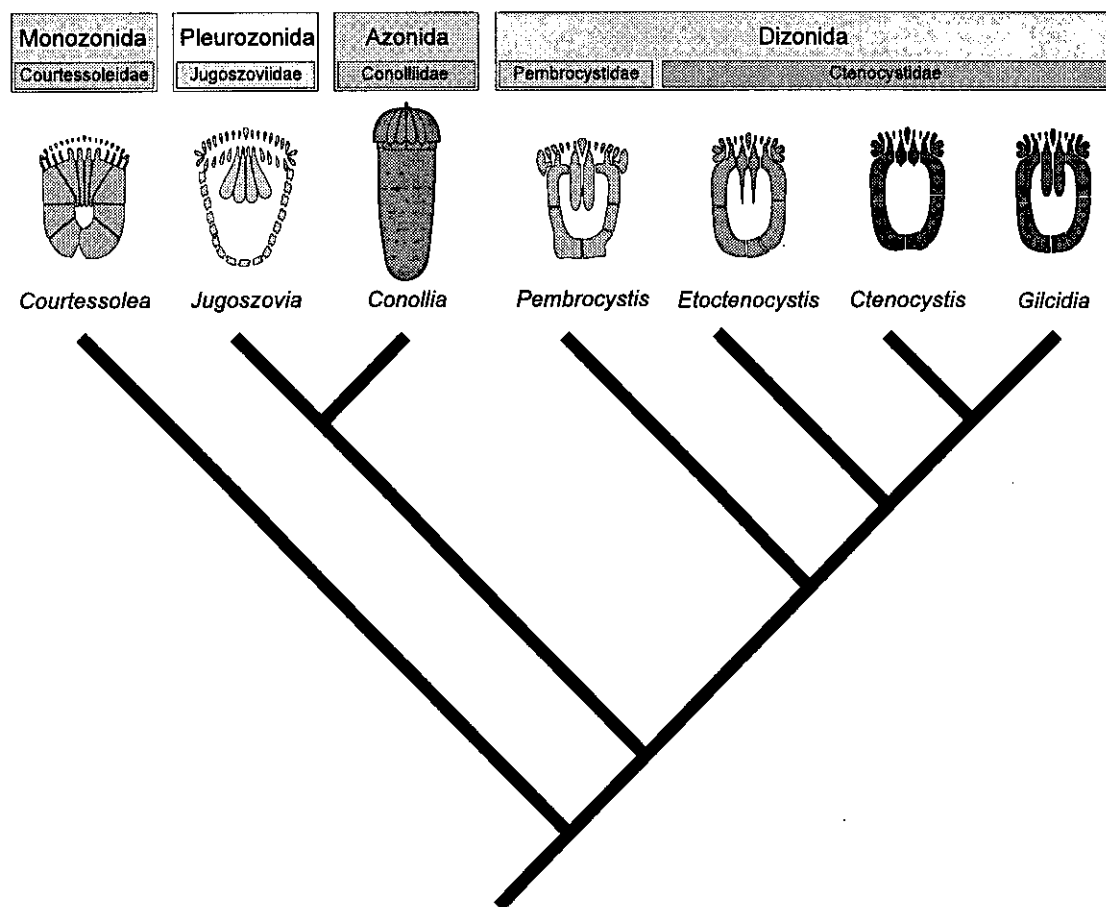
Internodo 16: sinapomorfías del género *Gilcidia*. En norma dorsal, los bordes laterales y el posterior de la placa SOC son redondeados y no se diferencian ángulos en los extremos posterolaterales de esta placa (Carácter 16, estado 1). Las placas del tegumento infracentral presentan una distribución regular ortogonal en filas y columnas (Carácter 28, estado 2). Las placas del tegumento dorsal presentan una distribución según un patrón regular en el que quedan grandes espacios entre las placas (Carácter 29, estado 2).

Soporte bootstrap de 93-95%, Soporte de Bremer de 2. La existencia real de este clado es muy probable ($\geq 98\%$).



Análisis filogenético interno

Árbol más parsimonioso, notación de los nodos



Hipótesis filogenética propuesta

HIPÓTESIS FILOGENÉTICA PROPUESTA

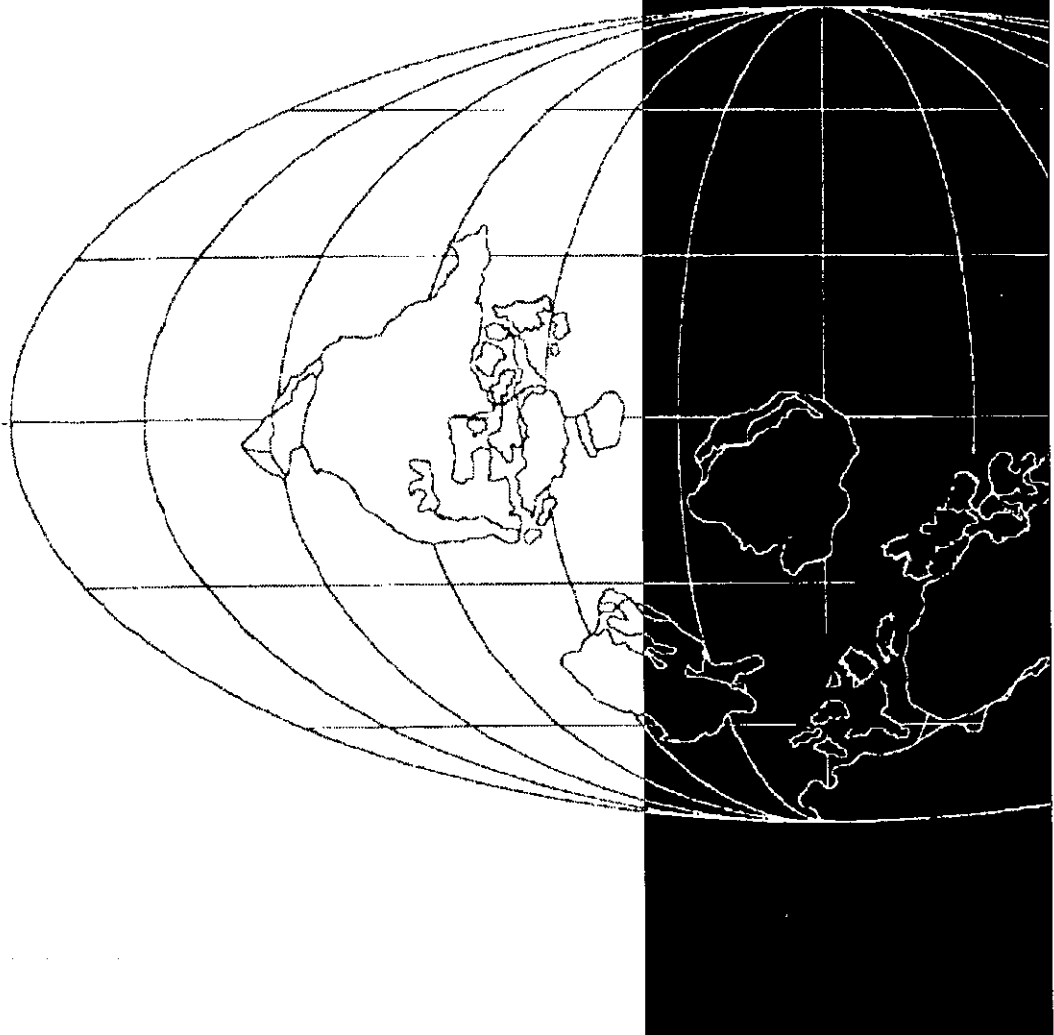
El árbol filogenético más parsimonioso obtenido tras el análisis filogenético presenta una topología que en terminos generales nos parece correcta y aceptable como hipótesis filogenética sobre la que basar otros estudios de la Clase Ctenocystoidea. No obstante debemos hacer algunas consideraciones sobre el mismo.

Los datos de partida sobre los que se ha basado este análisis filogenético están basados en un mejor conocimiento de los integrantes del Orden Dizonida, por otra parte es el que cuenta con más especies representadas (un total de seis especies: *Pembrocystis gallica*, *Etoctenocystis bohémica*, *Gilcidia jagoi*, *Gilcidia smithi*, *Ctenocystis utahensis* y *Ctenocystis colodon*), siendo además el grupo con un registro fósil mejor conocido. Por otra parte, la existencia de unos patrones morfológicos bien diferenciados ha hecho difícil la correlación de estructuras entre los diferentes grupos a sistematizar.

Quizá el ejemplo mas revelador de este problema de correlación de estructuras nos lo ofrezca la posición filogenética de *Conollia* y *Jugoszovia*. Como ya comentamos anteriormente al efectuar una “soft polytomie” (MADDISON y MADDISON 1992) sobre el clado *Jugoszovia-Conollia* y colapsar el internodo 14 la longitud total del arbol obtenido era menor que la del arbol dicótomo más parsimonioso y alcanzaba la longitud mínima posible. Como mostramos anteriormente, de las tres soluciones dicótomas posibles la ofrecida en el árbol mas parsimonioso es la de menor longitud, sin embargo la politomía tenía una menor longitud como resultado de la eliminación de una reversión (pirámide anal no rodeada por placas marginales, Carácter 6, estado 0). La reducción esquelética de *Conollia* implicará lógicamente una reversión al carácter plesiomórfico al desaparecer los marcos marginales presumiblemente presente en sus ancestros.

9

Bioestratigrafía y Biogeografía



BIOESTRATIGRAFÍA Y BIOGEOGRAFÍA

Indice del capítulo 9

BIOESTRATIGRAFIA

Consideraciones bioestratigráficas

Bioestratigrafia global de Ctenocystoideos

PALEOBIOGEOGRAFÍA

Metodología y técnicas empleadas

Consideraciones y comentarios

Análisis de dispersión-vicarianza

Taxones considerados

Resultados

Consideraciones bioestratigráficas

La correlación estratigráfica en materiales de edad cámbrica plantea dos grandes problemas: la indefinición existente de los límites de las unidades estratigráficas y la falta de correlación precisa entre estas (ROBISON, ROSOVA, ROWELL y FLEETCHERT 1977, GEYER 1995). El segundo problema es consecuencia de la inexistencia de unos límites internacionalmente aceptados ya que no se reconocen comunidades faunísticas con distribución interregional y las divisiones corresponden a situaciones locales. Entre los mejores marcadores bioestratigráficos existentes para el Cámbrico Medio se encuentran los trilobites ya que algunos grupos presentan una amplia distribución y ofrecen una alta resolución bioestratigráfica (GEYER 1995). En este sentido, hay que destacar la utilización de Agnostidos (*Ptychagnostus*, *Hypagnostus*) (ROBISON 1976, JAGO 1973) y Paradoxidae (*Paradoxides*, *Eccaparadoxides*), si bien los polímeros muestran una marcada tendencia hacia el provincialismo dado su eminente carácter bentónico (ROBISON 1976, ROBISON *et al.* 1977).

Con respecto a los Ctenocystoideos, su utilización como marcadores estratigráficos no es posible dado el aparente alto grado de endemismo que muestran, el cual puede ser debido al bajo número de ejemplares conocidos y a su distribución en ambientes sublitorales de profundidades medias o someras. Las localidades fosilíferas que ofrezcan ejemplares determinables de equinodermos y carpoideos de edad cámbrica son muy escasas a escala global (SPRINKLE 1992). Por otra parte, el reciente descubrimiento de *Conollia staffordi* gen. nov. sp. nov. en materiales de edad Ordovícico superior hace esperar el descubrimiento de taxones fantasma a lo largo del Cámbrico Superior y Ordovícico medio. No obstante, los Ctenocystoideos del Orden Dizonida parecen, por el momento, quedar restringidos al Cámbrico Medio.

		DINAMARCA	SUECIA	NORTEAMERICA		AUSTRALIA
Grupos Zonales				("Interval-zones")	("Assemblage-zones")	
Cámbrico Medio	<i>Paradoxides forchhammeri</i>	<i>Lejopyge laevigata</i>	<i>Lejopyge laevigata</i>	<i>Lejopyge laevigata</i>	<i>Bolaspidella</i>	<i>Lejopyge laevigata</i>
		<i>Solenopleura brachymetopa</i>	<i>Solenopleura brachymetopa</i>			
	<i>Paradoxides paradoxissimus</i>	<i>Ptychagnostus punctuosus</i>	<i>Tripagnostus lundgreni</i> <i>Goniagnostus nathorsti</i>	<i>Ptychagnostus punctuosus</i>		<i>Goniagnostus nathorsti</i>
			<i>Ptychagnostus punctuosus</i>			<i>Ptychagnostus punctuosus</i>
		<i>Ptychagnostus atavus</i>	<i>Hypagnostus parvifrons</i>	<i>Ptychagnostus atavus</i>		<i>Ptychagnostus opimus</i>
			<i>Ptychagnostus atavus</i> <i>Tomagnostus fissus</i>			<i>Ptychagnostus atavus</i>
	<i>Eccaparadoxides oelandicus</i>	<i>Ptychagnostus gibbus</i>	<i>Ptychagnostus gibbus</i>	<i>Ptychagnostus gibbus</i>	<i>Bathyriscus</i> <i>Elrathina</i>	<i>Ptychagnostus gibbus</i>
		<i>Ptychagnostus paecurrens</i>	<i>Eccaparadoxides pinus</i>	<i>Ptychagnostus paecurrens</i>		
			<i>Eccaparadoxides insularis</i>		<i>Glossopleura</i>	

Correlación en el Cámbrico Medio

Esta página: Grupos Zonales del Cámbrico Medio y zonas de trilobites de Dinamarca (Bornholm), Suecia, Norteamérica (zonas-intervalo y "assemblage-zones" de Robison 1976) y Australia.

Página siguiente: Grupos Zonales del Cámbrico Medio y zonas de trilobites de Suecia y Sur de Gales y series y formaciones del Sur de Francia.

Basado en BERG-MADSEN 1986, 1985b, WESTERGARD 1946, HAVLICEK y SNAJDR 1957, ROBISON 1976, 1984, JAGO 1973, JAGO y DAILY 1974, DAILY y JAGO 1975, JEFFERIES, LEWIS y DONOVAN 1987, COURYESOLE, PILLET y VIZCAINO 1988.

		SUECIA	BOHEMIA (Formación Jince)	Sur de GALES (Series de St. David)	FRANCIA Montagne Noire
Grupos Zonales					
Cámbrico Medio	<i>Paradoxides forchhammeri</i>	<i>Lejopyge laevigata</i>	Ohrazenice Congl.	<i>Lejopyge laevigata</i>	H2 Gres de La Gardie
		<i>Solenopleura brachymetopa</i>		<i>Solenopleura brachymetopa</i>	H1 Gres de Sadelles Cabardes
		<i>Triplagnostus lundgreni</i> <i>Goniagnostus nathorsti</i>		<i>Triplagnostus lundgreni</i> <i>Goniagnostus nathorsti</i>	G
	<i>Paradoxides paradoxissimus</i>	<i>Ptychagnostus punctuosus</i>	<i>Paradoxides gracilis</i>	<i>Ptychagnostus punctuosus</i>	Schistes de Ferrals-les-Montagnes
		<i>Hypagnostus parvifrons</i>		<i>Hypagnostus parvifrons</i>	
		<i>Ptychagnostus atavus</i> <i>Tomagnostus fissus</i>	<i>Stromatocystites pentagonalis</i>	<i>Ptychagnostus atavus</i> <i>Tomagnostus fissus</i>	
		<i>Ptychagnostus gibbus</i>	<i>Eccaparadoxides pusillus</i>	<i>Paradoxides hicksii</i>	
		<i>Eccaparadoxides pinus</i>	Tremosna	<i>Ptychagnostus gibbus</i>	
		<i>Eccaparadoxides insularis</i>		<i>Paradoxides harknessi</i>	
	<i>Eccaparadoxides oelandicus</i>				

Bioestratigrafía global de Ctenocystoideos

El registro más antiguo de Ctenocystoideos corresponde posiblemente a *Jugoszovia archaeocyathoides* DZIK y ORŁOWSKI, 1995 procedente de la Formación Usarzów Sandstone (ORŁOWSKI 1975, 1985) en Holy Cross Mountains en Polonia. Este Ctenocystoideo ha sido encontrado en una localidad junto a *Eccaparadoxides insularis* WESTERGÅRD, 1936 y en otras tres junto a *E. pinus* HOLM, 1887; ambos trilobites son indicadores de sus propias zonas-intervalo (Dzik y ORŁOWSKI 1995). El conjunto de ambas biozonas se corresponden al grupo zonal de *Eccaparadoxides oelandicus* en la parte inferior del Cámbrico Medio (BERG-MADSEN 1986), siendo la zona-intervalo de *E. pinus* inmediatamente posterior a *E. insularis*.

De edad similar a *Jugoszovia* es *Ctenocystis utahensis* ROBISON y SPRINKLE, 1969 procedente de la Formación Spence Shale en el Noroeste de Utah y Sur de Idaho, más concretamente de la parte alta de la zona-intervalo de polimeros de *Glossopleura* (= *Glossopleura* Assemblage zone de Robison 1976), igualmente de edad Cámbrico Medio temprano. Dzik y ORŁOWSKI 1995, hacen corresponder la zona-intervalo de *Glossopleura* con la parte superior de la zona-intervalo de *Eccaparadoxides pinus*; sin embargo BERG-MADSEN 1986, basandose en ROBISON 1976 Y 1984 correlaciona la parte alta de la zona-intervalo de *Glossopleura* con la zona-intervalo de *Eccaparadoxides insularis* la cual es inmediatamente anterior a *Eccaparadoxides pinus*. Según esta información, *Jugoszovia archaeocyathoides* no sería necesariamente anterior a *Ctenocystis utahensis* como aseguran Dzik y ORŁOWSKI 1995 sino posterior o coetáneo.

El siguiente registro de Ctenocystoideos se encuentra en Gales y Utah ya que *Pembrocystis gallica* gen. nov. sp. nov. y *Ctenocystis colodon* UBAGHS y ROBISON, 1988 son practicamente coetaneos; correspondiendose ambos registros al Grupo Zonal de *Paradoxides paradoxissimus* en la parte media del Cámbrico Medio.

Ctenocystis colodon ha sido encontrado en una única localidad en la

parte alta de la Formación Wheeler (WALCOTT 1908) en Drum Mountains, Utah, 5 metros por debajo del techo de la formación (UBAGHS y ROBISON 1988) que tiene 304 m de potencia máxima en Drum Mountains (ROWELL, ROBISON y STRICKLAND 1982; UBAGHS y ROBISON 1988). La Formación Wheeler se corresponde con la parte superior de la zona-intervalo de agnostidos *Ptychagnostus gibbus* y la inferior de *Pt. atavus* (ROBISON 1984). El nivel estratigráfico de aparición de *Ctenocystis colodon* se sitúa en la parte inferior de la zona-intervalo de polimeros de *Bolaspidea* correspondiéndose en edad a la parte alta de la zona-intervalo de *Ptychagnostus atavus* situada en la parte media del Grupo Zonal de *Paradoxides paradoxissimus*.

Por su parte, *Pembrocystis gallica* ha sido encontrada en dos localidades muy próximas en Gales en niveles estratigráficos equivalentes del Meneviense medio. En las Series de Saint Davis, el Meneviense se corresponde, en orden cronológico, con la zona-intervalo de *Tomagnostus fissus*, *Hypagnostus parvifrons* y *Ptychagnostus punctuosus*. El Meneviense medio es equivalente a la zona de *Paradoxides davidis* de ciertos autores (JEFFERIES, LEWIS y DONOVAN 1987) y se corresponde a las zonas-intervalo de *H. parvifrons* y *Pt. punctuosus*. *Pembrocystis gallica* ha sido encontrado en la parte media de la zona-intervalo de *Hypagnostus parvifrons* y sería por lo tanto de edad aproximadamente equivalente a la de aparición de *Ctenocystis colodon*.

El siguiente registro de Ctenocystoideo es el de *Etoctenocystis bohémica* FATKA y KORDULE, 1985 que se sitúa en la Formación Jince en Bohemia en la zona-intervalo de *Paradoxides gracilis* (*Paradoxides paradoxissimus gracilis* en BERG-MADSEN 1986). Los límites inferior y superior de la Formación Jince se encuentran desplazados con respecto a los límites temporales del Grupo Zonal de *P. paradoxissimus*, siendo más antiguos los límites de *P. paradoxissimus*. La zona-intervalo de *P. gracilis* se correspondería con la parte alta del Grupo Zonal de *Paradoxides paradoxissimus* aunque sin alcanzar su parte más alta, ya que esta se corresponde en la escala bohémica a la parte inferior de la zona-intervalo de

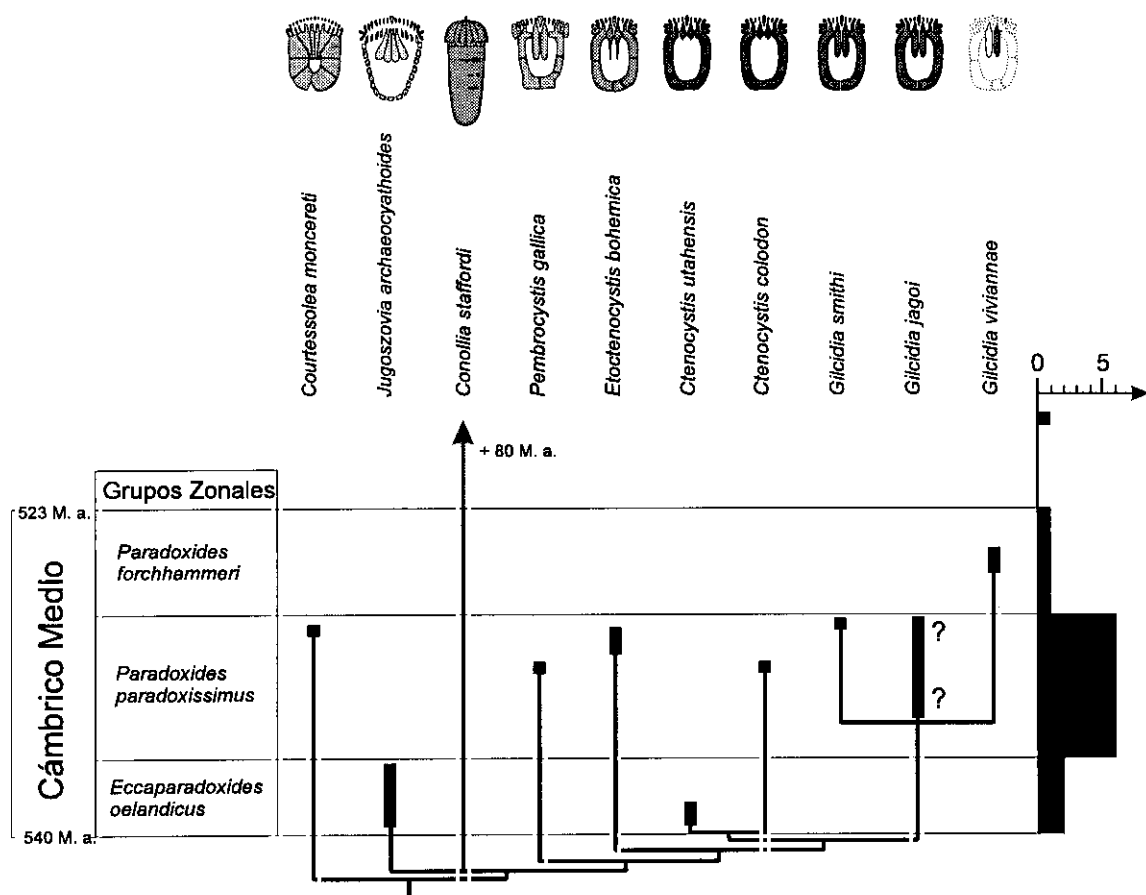
Hydrocephalus lyelli.

Algo más moderno es el registro de *Courtessolea moncereti* gen. nov. sp. nov. en la Montaña Negra en el miembro inferior de la Formación Schistes de Ferrals-les-Montagnes (COURTESOLE, PILLET y VIZCAINO 1988) en el nivel D de COURTESOLE 1973 en el Cámbrico Medio alto (con *Eccaparadoxides brachyrachis* y *Bailiella levyi*) correlacionable con la zona-intervalo de *Ptychagnostus punctuosus* de la escala sueca situada en la parte alta del Grupo Zonal de *Paradoxides paradoxissimus*.

Inmediatamente más reciente en el registro de *Gilcidia smithi* UBAGHS Y ROBISON, 1988 (comb. nov.) también de la Montaña Negra en la Formación Schistes de Ferrals-les-Montagnes pero en los niveles suprayacentes E y F de COURTESOLE 1973 (UBAGHS Y ROBISON 1988). En estos niveles también aparecen *Eccaparadoxides brachyrachis* y *Bailiella levyi* y son igualmente correlacionables con la zona-intervalo de *Ptychagnostus punctuosus*, correspondiendo a la parte más alta del Grupo Zonal de *Paradoxides paradoxissimus*.

El tercer registro del género *Gilcidia* y el más moderno de todos los Dizonida, es el de *Gilcidia viviannae* gen. nov. sp. nov. procedente de Øleå en la isla báltica de Bornholm, Dinamarca, en la Formación Andrarum Limestone. Esta Formación se sitúa en la parte media y alta de la zona-intervalo de trilobites de *Solenopleura brachymetopa*, en el Grupo Zonal de *Paradoxides forchhammeri* en la parte alta del Cámbrico Medio (BERG-MADSEN 1981, 1985a, 1985b y 1986).

Gilcidia jagoi JELL, BARRET y BANKS, 1985 (comb. nov.), plantea problemas de correlación estratigráfica ya que no podemos determinar su edad con precisión. *Gilcidia jagoi* ha sido encontrada en el Cateena Group (formación por encima del Conglomerado de Isandula, JELL, BARRET y BANKS 1985). El nivel estratigráfico concreto sería similar a la localidad 5 de JAGO 1973 (JELL *et al.* 1985). *Gilcidia jagoi* es atribuida al "Nepetid-clavagnostid-peronopsid assemblage" de JAGO 1973; una de las características que este



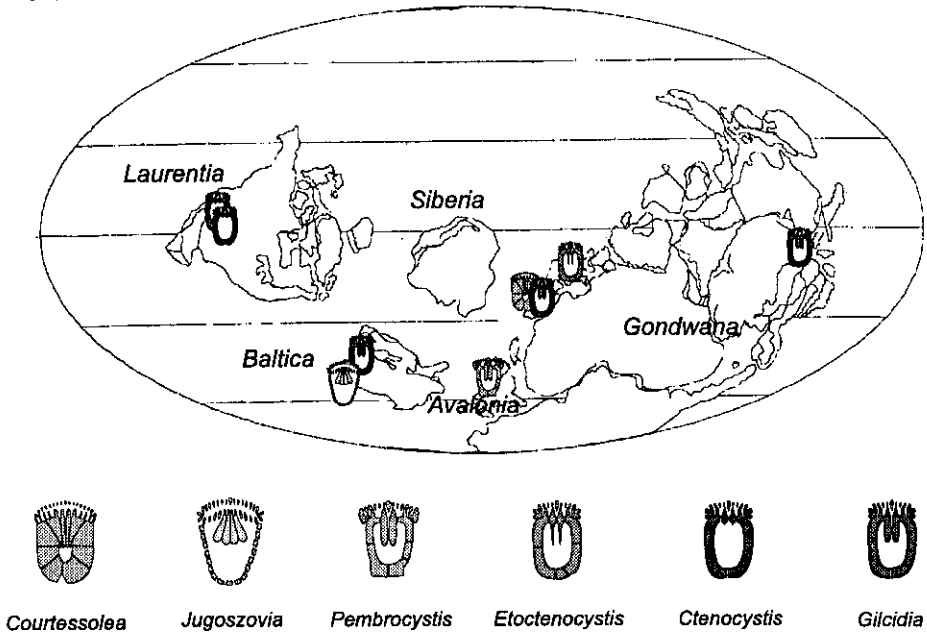
Arbol filogenético de Ctenocystoidea, a la derecha se representa el número de tazones por grupo zonal. El registro de *Conollia* queda notablemente fuera del rango de la gráfica.

autor encuentra para esta asociación es la virtual ausencia de *Ptychagnostus*, dificultando por lo tanto la correlación de estos niveles con otras áreas. Entre la fauna encontrada en este nivel estratigráfico se encuentra *Peranosa* (un Agnóstido Nepétido) que en Australia se encuentra en las zonas-intervalo de *Ptychagnostus atavus*, *Euagnostus optimus* y *Ptychagnostus punctuosus* (JAGO 1973 y 1979). Así, aunque la edad de este registro no pueda ser determinada con precisión, le podemos atribuir una edad situada entre la parte media del Grupo Zonal *Paradoxides paradoxissimus* y la parte más antigua del Grupo Zonal de *Paradoxides forchhammeri*; por lo que sería posterior a los registros de *Jugoszovia* y *Ctenocystis utahensis* y anterior al registro de *Gilcidia viviannae*.

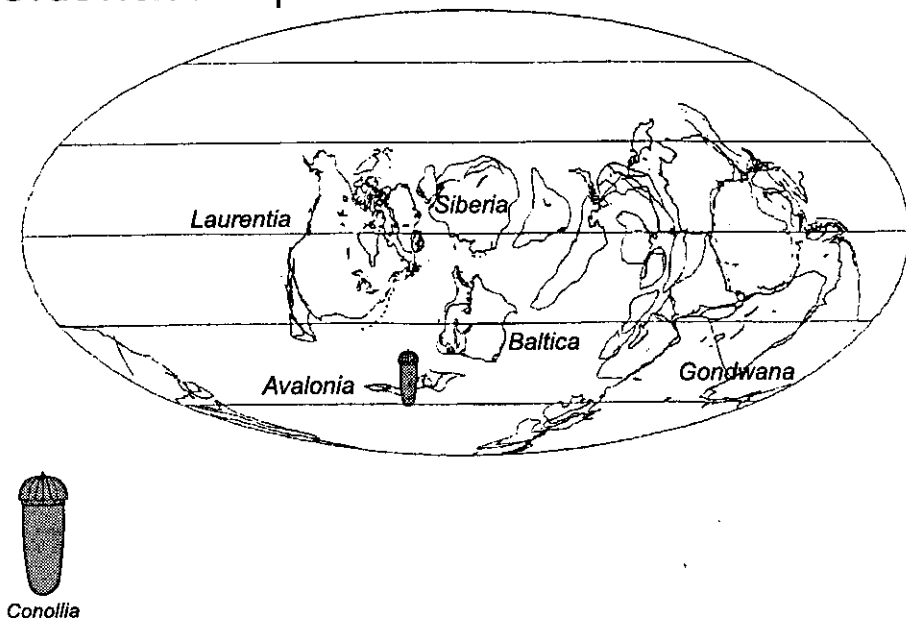
Finalmente *Conollia staffordi* gen. nov. sp. nov. procedente del Caradoc

de Clarbiston Road, en Gales es con mucho la especie más reciente de la Clase Ctenocystoidea, existiendo con respecto al registro anterior de Ctenocystoideos un lapso de más de 80 millones de años sin registro conocido, quedando el resto de los Ctenocystoideos conocidos comprendidos en un intervalo de unos 12 millones de años.

Cámbrico Medio



Ordovícico Superior



Distribución paleogeográfica de los Ctenocystoideos

Metodología y técnicas empleadas

Con la información actualmente disponible sobre Ctenocystoideos se ha realizado un análisis biogeográfico preliminar según la metodología basada en eventos descrita en RONQUIST 1997. El procedimiento parte de una hipótesis filogenética previamente establecida y su objetivo es la reconstrucción de la distribución de ancestros, que por convención los situamos en los internodos del árbol filogenético, mediante el análisis de dispersión-vicarianza (*DIVA*, *Dispersal-Vicariance Analysis*, RONQUIST 1996). Según este método las distribuciones de los ancestros son inferidas a partir de una matriz tridimensional de costos derivada de un modelo biogeográfico simple (RONQUIST 1997). El análisis de dispersión-vicarianza, a diferencia de otros métodos de análisis biogeográficos, no asume *a priori* la existencia de patrones de distribución biogeográfica por lo que es apropiada su aplicación en aquellos casos en los que se desconozca o no se hayan establecido hipótesis de relación de áreas (v. g. análisis de cluster). Otra ventaja del método es que puede aplicarse en aquellos casos en los que existan relaciones de áreas de tipo reticulado en vez de puramente jerárquico.

El método asume que las distribuciones de taxones pueden describirse en términos de unidades de área y que la distribución de ancestros es calculada mediante la optimización de una matriz tridimensional de costos elaborada según los siguientes criterios:

- 1.- Los procesos de especiación se producen por vicarianza al separarse una población en dos grupos mutuamente excluyentes (costo=0).
- 2.- Los procesos de especiación dentro de una misma área se producen por mecanismos alopátricos (posiblemente simpátricos) (costo=0).
- 3.- fenómenos de dispersión (costo= 1 por unidad de área añadida a la

distribución).

4.- extinción (costo= 1 por unidad de área añadida a la distribución).

Consideraciones y comentarios

La reconstrucción de la distribución de los ancestros se ve sucesivamente afectada en la base del árbol por un efecto de acumulación de errores por lo que encontraremos una tendencia hacia la aparición de distribuciones amplias o cosmopolitas. Esto es consecuencia de que la hipótesis filogenética que empleamos representa una pequeña fracción de la filogenia real de un grupo. La introducción de grupos externos amortigua en gran medida este efecto (RONQUIST 1996).

El análisis ha de realizarse sobre unidades taxonómicas de bajo rango. La distribución de taxones de mayor rango (géneros o familias) afecta el análisis pues no se contempla la distribución original de un grupo, sino la que tras una diseminación del grupo original ocupan un grupo de especies que por lo común es mucho mayor. En estos casos es aconsejable un análisis interno previo que delimite la distribución original del taxón de mayor rango empleado (RONQUIST 1996). Una forma de minimizar este problema es considerar regiones geográficas amplias (RONQUIST com. pers. 1997) evitando en la medida de lo posible la atomización de las áreas. Adicionalmente, podemos restringir el cálculo a un número reducido de áreas de distribución (mediante la opción *maxareas* de *DIVA*).

Análisis de dispersión-vicarianza

Para la realización de este análisis se ha empleado el programa *DIVA* 1.1 (RONQUIST 1996) versión Macintosh en un PC486 mediante el emulador *Executor 2.0* de *ARDI*. Como entrada de datos se ha preparado un archivo mediante un editor de textos convencional el cual contiene cuatro líneas de

texto. La primera contiene un comentario, la segunda la topología de la hipótesis filogenética (=árbol filogenético) en notación de paréntesis para monofilias y comas en nodos. Este árbol es el obtenido en el análisis filogenético interno de la Clase Ctenocystoidea. La tercera línea del archivo de entrada contiene las unidades de área ocupadas por cada taxón; éstas se disponen en grupos consecutivos separadas por espacios en blanco. Cada grupo de áreas corresponde a un taxón y estas se disponen en el mismo orden en que aparecen en la topología. La cuarta línea contiene el comando *return* que devuelve el control al operador después de ejecutarse el archivo. Seguidamente se efectuó la optimización de la matriz de costos con las restricciones oportunas (v. g. restringir el número de áreas de distribución de los taxones ancestrales).

Taxones considerados

Para este análisis se han considerado los géneros de Ctenocystoideos de edad cámbrica, los cuales se distribuyen en un intervalo de unos 12 millones de años. Se ha excluido explícitamente a *Conollia*, el ctenocystoideo de edad ordovícica, ya que existe un lapso de tiempo de al menos 80 millones de años entre el registro de *Conollia* y el inmediatamente anterior (*Gilcidia viviannae*), motivo por el cual este Ctenocystoideo tiene consideración de especie relictiva y su inclusión alteraría significativamente e innecesariamente el análisis biogeográfico. Las distribuciones de estos géneros aparecen en la figura adjunta.

Cuatro de los seis géneros considerados en el análisis son monoespecíficos (*Courtessolea*, *Jugoszovia*, *Pembrocystis* y *Etoctenocystis*). Los otros dos géneros (*Ctenocystis* y *Gilcidia*) están compuestos por dos y tres especies cada uno. Las dos especies conocidas de *Ctenocystis*, ocuparon áreas muy próximas en la Gran Cuenca de Laurentia, separándose significativamente en el tiempo, desconociéndose los procesos de especiación que operaron (especiación simpátrica, anagénesis, etc.). Respecto a *Gilcidia*, las dos especies mejor conocidas se distribuyeron en Gondwana, una en

oriente y otra en occidente y posiblemente fueron coetaneas. La tercera especie de *Gilcidia* habitó en Baltica en un momento significativamente posterior.

Se efectuó un primer análisis con los taxones de Ctenocystoideos citados anteriormente. Con el fin de restringir el número de áreas del nodo basal (centro de origen de un grupo de organismos, =ancestral areas BREMER 1992, 1995; RONQUIST 1995), se añadió en un segundo análisis a los Cineta, considerando su distribución geográfica total (Avalonia, Siberia, Gondwana occidental) (FRIEDRICH 1993, 1995, SDZUY 1993, GIL y DOMINGUEZ 1995a y b, ROZHNOV 1990).

Resultados

La optimización general ofrecía cinco eventos de dispersión, con múltiples opciones en cada internodo y distribuciones generalizadas. Para minimizar estos efectos hemos reducido sucesivamente a cuatro, tres y dos unidades de área la dispersión máxima. Entre estas, la restricción que ha ofrecido resultados óptimos es la limitación de la distribución de ancestros a un máximo de tres áreas. Con esta restricción, el número de hipótesis opcionales ha sido reducido drásticamente y el número de áreas en los nodos basales ha sido reducido a uno y en los intermedios hemos obtenido un nodo de un área y otro de dos.

Con los datos disponibles podemos establecer la existencia de tres eventos de vicarianza y cinco dispersiones. Los dos eventos de vicarianza más significativos se corresponden con la separación de los Ordenes Dizonata y Pleurozonida (mapa-nodo 8) y con la separación de Pembrocytidae y Ctenocystidae (mapa-nodo 9). El tercer evento de vicarianza queda establecido en el internodo del grupo apical (mapa-nodo 11), coincidiendo con la separación de la estirpe del género *Ctenocystis* de la del género *Gilcidia* respectivamente con dos y tres especies conocidas cada uno de ellos.

Respecto a las dispersiones y áreas de distribución a lo largo de la

filogénia donde existían varias hipótesis posibles, hemos seleccionado arbitrariamente aquellas más conservativas, retrasando la dispersión de la especie ancestral tanto como ha sido posible. En cualquier caso, como discutiremos a continuación, estas hipótesis alternativas no varían los efectos de los eventos de vicarianza propuestos.

Con la información disponible sobre Ctenocystoideos podemos pensar que el centro de origen (s. BREMER 1992) debió situarse en el occidente de Gondwana, en el área mediterránea (mapa-nodo 7) donde ha aparecido *Courtessolea* y donde los Cineta (considerados aquí como grupo externo) tuvieron su máxima variedad. Desde esta zona pudo producirse la dispersión del ancestro común de los ctenocystoideos no monozonados (scion *Pembrocystis-Connolia*) hacia Báltica y posiblemente a Avalonia (mapa-nodo 8), si bien esta última dispersión pudo producirse en el siguiente internodo (internodo 8-9). La separación del linaje de los Pleurozónida (Jugoszovia) y Dizónida (scion *Pembrocystis*) se produjo posiblemente por un fenómeno de vicarianza (mapa-nodo 8) entre las poblaciones bálticas y las gondwánicas (o gondwanico-avalónicas según la hipótesis alternativa). Si Avalonia no fue ocupada por Ctenocystoideos en el internodo 7-8, lo fue en el internodo 8-9. Así, en el escenario del mapa-nodo 9 se produce el segundo evento significativo de vicarianza al separarse las estirpes Pembrocystidae y Ctenocystidae. Esta separación pudo producirse coincidiendo con la separación y deriva hacia occidente de Avalonia respecto a Gondwana quedando los Ctenocystidae en el occidente de Gondwana y los Pembrocystidae en Avalonia. La separación de *Etoctenocystis* (mapa-internodo 10) se produce intraarea (la resolución de este análisis no permite precisar más).

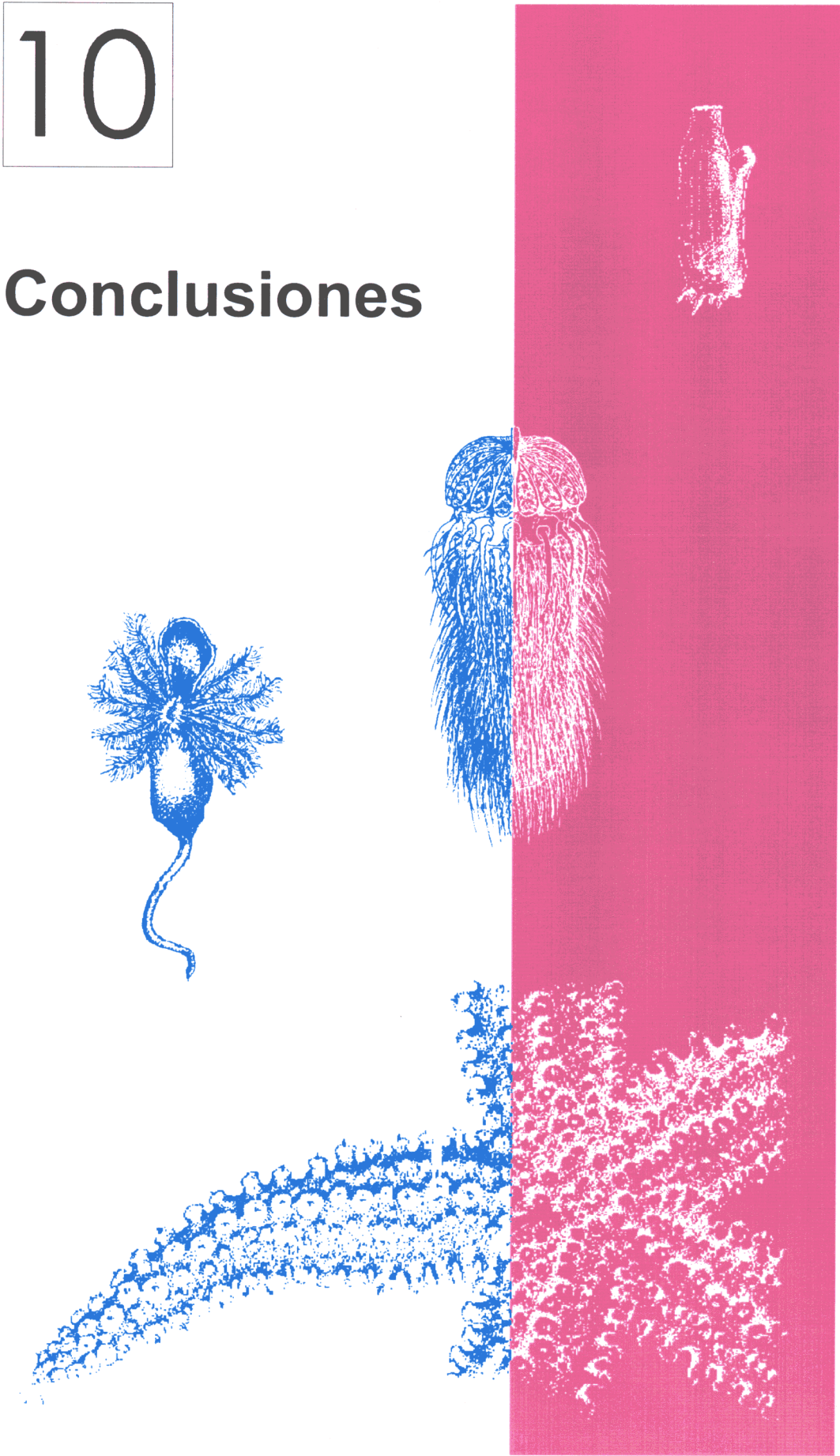
El tercer evento de vicarianza se produce en el internodo apical (mapa-nodo 11) separándose la estirpe lauréntica (género *Ctenocystis*) de la gondwánica (género *Gilcidia*). El género *Ctenocystis* es netamente lauréntico con sus dos especies geográficamente muy próximas aunque estratigráficamente bien separadas. El registro fósil de *Ctenocystis utahensis*

puede ser empleado como marcador estratigráfico situando el evento de vicarianza del mapa-nodo 11 con anterioridad a la zona de *Eccaparadoxides pinus* (grupo zonal de *Paradoxides oelandicus*, Cámbrico Medio temprano). La antigüedad de este registro y la posición filogenética de *Ctenocystis* como integrante del grupo apical impide cualquier otra datación de los internodos, ya que el resto de los registros es posterior o coetáneo (como indicamos anteriormente, la anterioridad del registro de *Jugoszovia* es dudosa).

En el mapa-nodo 11 marcamos dos áreas con distribuciones alternativas. Esto es debido a que el centro de origen de *Gilcidia* es desconocido. El género *Gilcidia* está integrado por tres especies conocidas. *G. smithi* y *G. jagoi* son bien conocidas desde el punto de vista morfológico, sin embargo el conocimiento de *G. viviannae* es fragmentario e impide el establecimiento apropiado de relaciones filogenéticas. Desde el punto de vista estratigráfico, el registro de *G. smithi* y *G. viviannae* está bien documentado y permite correlacionar sus niveles de aparición, sin embargo, el registro asociado a *G. jagoi* no permite datar con precisión este registro; pero relacionándolo con otros registros podemos darle una antigüedad similar a *G. smithi* o anterior (zonas de *Pt. atavus*-*Pt. punctuosus*). En cualquier caso, la distribución temporal de los registros de *Gilcidia* no permiten precisar sus particularidades paleobiogeográficas ya que son muy posteriores al primer registro de *Ctenocystis*, su grupo hermano.

10

Conclusiones



CONCLUSIONES

Este es el primer trabajo monográfico realizado acerca de la Clase Ctenocystoidea. Este grupo animal, por su reciente descubrimiento, escasez de fósiles y dificultad de estudio, era muy poco conocido. Con este trabajo ofrecemos una visión global e integrada de estos animales desde distintos aspectos paleobiológicos y metodológicos. La participación conjunta de metodologías y técnicas dispares, que por lo general constituyen en sí mismas la base de trabajos específicos, y la integración de los resultados parciales, ha dado sus frutos en la nueva visión que de este grupo ofrecemos.

El material objeto de este trabajo supone el conjunto de todas las especies descritas de la Clase Ctenocystoidea, lo cual comprende:

- ▶ La serie tipo completa de *Ctenocystis utahensis* así como abundantes especímenes adicionales, tanto topotipos como otros procedentes de diversas localidades.
- ▶ Todos los especímenes conocidos de *Ctenocystis colodon*, los cuales constituyen la serie tipo.
- ▶ Todos los especímenes conocidos de *Ctenocystis smithi*, los cuales constituyen la serie tipo.
- ▶ Topotipos de *Etoctenocystis bohemicus*.
- ▶ Topotipos de *Jugoszovia archaeocyathoides*.
- ▶ *Ctenocystis jagoi* no ha podido ser estudiado directamente; sin embargo, esta especie ha podido ser reconstruida gracias a la figura de la descripción original. Tomando como base dos fotografías independientes del holotipo de esta figura pudo prepararse un par estereoscópico.
- ▶ todos los especímenes conocidos de *Pembrocystis gallica*, *Courtessolea moncereti* y *Conollia staffordi*.

Entre los resultados más relevantes del estudio inicial del material hemos de destacar:

- ◆ Dos paratipos de *Ctenocystis smithi* han sido identificados como dos especímenes de una especie aún no descrita de carpoideo Cornuta.
- ◆ La base taxonómica con que fue establecido el género *Etoctenocystis* ha resultado ser un artefacto si bien, se han encontrado otros caracteres que soportan este taxón.
- ◆ Hemos reinterpretado *Jugoszovia archaeocyathoides*; los fósiles de esta especie habían sido atribuidos previamente a varias especies de arqueociatos y su holotipo ha resultado ser una reconstrucción quimérica de un Ctenocystoideo (*Jugoszovia*) y un Estromatocystítido.

El estudio de estos animales ha comenzado con la interpretación de su esqueleto y ha comprendido tres fases bien diferenciadas:

- ▶ *descripción de las características estructurales (macro y microscópica) de cada osículo*
- ▶ *reconstrucción general del esqueleto*
- ▶ *integración funcional de los elementos esqueléticos: estudio de su mecánica estructural*

El nivel de conocimiento adquirido en esta fase ha dado sus frutos al identificar, basandonos en osículos aislados, dos especies procedentes de Siberia y Dinamarca, esta última ha sido descrita en este trabajo de Tesis Doctoral como *Gilcidia viviannae* nov. gen. nov. sp.

El detallado estudio que hemos llevado a cabo ha requerido la creación de un nomenclátor topográfico para designar unívocamente cada osículo o incluso cada porción corporal.

Tras el estudio preliminar de los fósiles hemos realizado una reconstrucción de todas las especies estudiadas; el proceso de reconstrucción del esqueleto ha comprendido varios pasos sucesivos:

- identificación de osículos,

- comparación entre los ejemplares,
- reescalado de los ejemplares (normalización),
- por último un montaje mediante modelos y dibujos en normas ortogonales.

En las reconstrucciones realizadas hemos tenido en cuenta no ya solo la forma general y el tamaño de cada elemento esquelético aislado, sino su microestructura histológica; gracias a la cual hemos identificado áreas de inserción de fibras musculares y fibras ligamentarias de colágeno y de soporte a diferentes tejidos blandos.

Con la reconstrucción de los *Ctenocystoideos* conocidos hemos puesto de manifiesto la variedad estructural existente en este grupo e identificado cuatro planes corporales bien diferentes para los que se ha propuesto sendos Ordenes:

- *Monozonida*: formas con un marco marginal único.
- *Pleurozonida*: formas con un sistema marginal complejo, con una banda membranosa situada entre un marco superior y otro inferior.
- *Azonida*: formas sin sistema marginal.
- *Dizonida*: formas con un marco marginal superior y otro inferior.

Los *ctenocystoideos*, a diferencia de otros *carpoideos*, presentan muy pocos detalles en la superficie esquelética de la cavidad corporal y como resultado no ha podido determinarse la posición de los principales órganos. Entre las aportaciones hay que destacar:

- ▶ En la cavidad corporal hemos descubierto la existencia de dos cámaras una antero-inferior y otra posterior que se extiende anteriormente hacia la boca superponiéndose a la antero-inferior.
- ▶ Interpretamos que las vísceras se alojaban en la cámara antero-inferior y que la otra era una gran faringe. En este sentido la “pirámide anal” debería ser denominada más apropiadamente sifón.

Respecto a la mecánica estructural hemos estudiado las articulaciones existentes para cada par de osículos estudiando su capacidad de movimiento para después integrar esta información en un todo funcional. Este estudio se ha dividido atendiendo a dos regiones corporales: cuerpo y ctenidio.

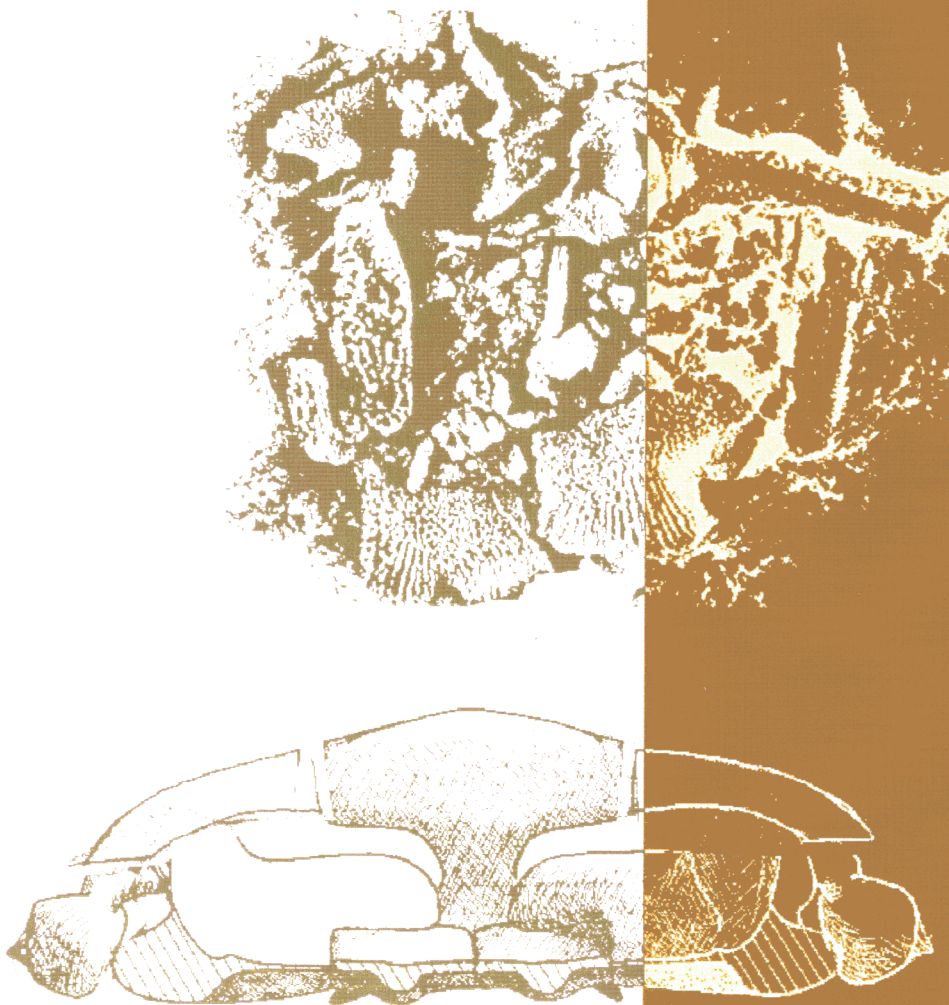
- ▶ El ctenidio, basándonos en la microestructura de la superficie lamelar de sus placas, pudo estar recubierto por un epitelio ciliado. En este caso, cada par de lamelas definía un espacio estrecho de paredes paralelas que pudo actuar como una bomba ciliar. Por simplicidad, debido a la existencia de áreas inhalantes y exhalantes bien diferenciadas, creamos sendos paradigmas para Azonida y Dizonida ya que ambos tienen sistemas de descarga diferentes: perimétrico y lateral respectivamente. En ambos sistemas el volumen movido de agua es suficiente como para garantizar la microfagia activa y ventilación respiratoria.
- ▶ El cuerpo en Monozonida, Pleurozonida y Dizonida podría estar adaptado al bombeo de agua permitiendo la aspiración por la boca y la exhalación por el sifón posterior. Al menos en Dizonida, estas corrientes exhalantes permitirían una propulsión a chorro, el efecto de variación súbita por chorro pulsátil sería posiblemente minimizado por el efecto continuado de las corrientes exhalantes del ctenidio.

Los Azonida poseen un cuerpo de es flexible y cubierto de espinas retrodirigidas. Estas características y el patrón de inhalación-exhalación de agua sugieren un modo de vida infaunal o semi-infaunal.

La taxonomía de la Clase Ctenocystoidea ha sido basada en principios filogenéticos de clasificación. Hemos propuesto cuatro nuevos Ordenes para designar cada uno de los cuatro patrones morfológicos identificados. Tres de estos ordenes son monotípicos. En este trabajo de tesis doctoral se han redescrito las seis especies previamente descritas en trabajos alfa-taxonómicos y se han descrito cuatro nuevas. Adicionalmente, para completar la jerarquía taxonómica lineana se han propuesto tres nuevas familias y cuatro generos.

Basandonos en dos análisis sucesivos proponemos para los Ctenocystoideos una hipótesis filogenética. En el primer análisis hemos explorado las relaciones filogenéticas externas, es decir, las existentes entre la Clase Ctenocystoidea con otros grupos de Deuterostomos. Los Ctenocystoideos constituyen un plesion del grupo basal de los equinodermos anterior (menos terminal) al plesion Helicoplacoidea y posterior (menos basal) al plesion Cineta. El análisis interno ha permitido establecer las relaciones filogenéticas de las especies de Ctenocystoideos. Los resultados de este análisis ha permitido establecer adecuadamente las bases taxonómicas de la Clase así como la realización de un análisis biogeográfico según el método de Dispersión-Vicarianza. Este análisis revela varios procesos dispersivos y vicariantes, destacando la vicarianza apical de los clados *Ctenocystis* y *Gilcidia*, el primero de ámbito laurentico y el segundo de ámbito gondwanico.

Bibliografía



BIBLIOGRAFÍA

- ADAMS, E. N. (1972): Consensus techniques and the comparison of taxonomic trees. *Systematic Zoology*, 21: 390-397.
- ADAMS, E. N. (1986): N-trees as nestings: complexity, similarity and consensus. *Journal of Clasification*, 3: 299-317.
- ALEXANDER, R. MCN. (1978): Swimming. In: R. MCN. ALEXANDER & G. GOLDSPINK (Edts.), *Mechanics and Energetics of Animal locomotion*. Chapman and Hall, London. 222-248.
- ASHLOCK, P. D. (1971): Monophyly and associated terms. *Systematic Zoology* 20: 63-69.
- AX, P. (1984a): *Das Phylogenetische System*. Fischer, Stuttgart.
- AX, P. (1984b): The position of the Gnathostomulida and Plathelminthes in the phylogenetic system of the Bilateria. In: S. CONWAY MORRIS, J. D. GEORGE, K. GIBSON, y H. M. PLATT (Edts.), *The origins and relationships of lower invertebrates*. Oxford University Press, Oxford. 168-180.
- AX, P. (1985): Stem species and the stem lineage concept. *Cladistics*, 1: 279-287.
- AX, P. (1987): *The phylogenetic system. The systematization of organisms on the Basis of their Phylogenesis*. John Wiley & Sons, Chichester. Nueva York.
- AX, P. (1988): *Systematik in der Biologie*, Gustav Fischer, Stuttgart.
- AX, P. (1989a): Basic phylogenetic systematization of the Metazoa. In: B. Fernholm, K. Bremer y H. Jörnvall (Edts.), *The Hierarchy of Life*, Elsevier, Amsterdam. 229-45.
- AX, P. (1989b): The integration of fossils in the phylogenetic system of

- organisms. *Abh. Naturwiss. Ver. Hamburg*, 28: 27-42.
- BARRANDE, J. (1887): *Système Silurien du centre de la Bohême. Vol. VII. Classe des échinodermes, ordre des Cystidéés*. Praga-Leipzig. 1-647.
- BATHER, F. A. (1913): Caradocian Cystidea from Girvan. *Transactions of the Royal Society of Edinburg*. XLIX, II (6): 359-529.
- BATHER, F. A. (1926): *Cothurnocystis*: A study in Adaptation. *Paläont. Z.*, 7: 1-15.
- BENTON, M. J. (1993): *The Fossil Record 2*. Chapman & Hall, Londres. 529-535.
- BENTON, M. J. (1993): Basal deuterostomes (chaetognaths, hemichordates, calcichordates, cephalochordates and tunicates). *In*: M. J. BENTON (ed.) *The Fossil Record 2*. Chapman & Hall, Londres. 529-535.
- BERG-MADSEN, V. (1981): The Middle Cambrian Kalby and Borregaard members of Bornholm, Denmark. *Geologiska Föreningen i Stockholm Förhandlingar*, 103 (2): 215-231.
- BERG-MADSEN, V. (1985a): The Middle Cambrian of Bornholm, Denmark: a revision of the lower alum shale and associated anthraconites. *Geologiska Föreningen i Stockholm Förhandlingar*, 107: 357-376.
- BERG-MADSEN, V. (1985b): A review of the Andrarum Limestone and the upper alum shale (Middle Cambrian) on Bornholm. *Bulletin of the Geological Society of Denmark*, 34 (3-4): 133-143.
- BERG-MADSEN, V. (1986): Middle Cambrian cystoid (sensu lato) stem columnals from Bornholm, Denmark. *Lethaia*, 19(1): 67-80.
- BIDDLER, G. P. (1923): The relationship of the form of a sponge to its currents. *Quart. J. Microscop. Soc.* 67: 292-323.
- BLAKE, J. R., SLEIGH, M. A. (1974): Hydromechanical aspects of ciliary propulsion *In*: T. Y.-T WU, C. J. BROKAW y C. BREMEN (Edts.) *Swimming*

- and Flying in Nature*. vol. 1. Plenum Press, Nueva York. 185-209.
- BONE, Q. & TRUEMAN, E.R. (1983): Jet propulsion in salps (Tunicata: Thaliacea). *J. Zool. Lond.* 201: 481-506.
- BOOKESTEIN, F. L. (1991): *Morphometric tools for landmark data*. Geometry and Biology. Cambridge University Press. Nueva York.
- BREMER, K. (1988): The limits of amino acid sequence data in angiosperm phylogenetic reconstruction. *Evolution*, 42: 795-803.
- BREMER, K. (1992): Ancestral areas: A cladistic reinterpretation of the center of origin concept. *Syst. Biol.*, 41:436-445.
- BREMER, K. (1994): Branch support and tree stability. *Cladistics*, 10: 295-304.
- BREMER, K. (1995): Ancestral areas: Optimization and probability. *Syst. Biol.*, 44:255-259.
- BROWN, I. A. (1964): An Ordovician Cystoid (Pelmatozoa, Echinodermata) from Western Australia. *J. Proc. R. Soc. W. Australia* 47: 3-7.
- BRUSCA, R. C. y BRUSCA, G. J. (1990): *Invertebrates*. Sinauer Associates. Sunderland, Mass.
- BURDON-JONES, C. (1952): Development and biology of the larva of *Saccoglossus horsti* (Enteropneusta). *Philosophical Transactions of the Royal Society (B)*, 236: 553-590.
- CAMIN, J. H. y SOKAL, K. K. (1965): A method for deducing branching sequences in phylogeny. *Evolution*, 19: 311-326.
- CARPENTER, J. M. (1988): Choosing among multiple equally parsimonious cladograms. *Cladistics*, 4: 291-296.
- CARTER, R. M. (1967): The shell ornament of *Hysteroconcha* and *Hecuba* (bivalvia): a test case for inferential functional morphology. *Veliger*, 10: 59-71.

- CASTER, K.E. (1967): Homoiostelea. In: R. C. MOORE (ed.), *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part S Echinodermata 1, vol. 2. Lawrence*. S581-S627.
- CHENG, J.-Y. y DEMONT, M.E. (1996): Jet-propelled swimming in scallops: swimming mechanics and ontogenic scaling. *Canadian Journal of Zoology*, 74: 1734-1748.
- CHEUNG, A. T. W. y JAHN, T. L. (1974): Determination of the movement pattern of the epithelial cilia of rabbit trachea and the clearance mechanism of the tracheal muco-ciliary clearance system. In: T. Y.-T WU, C. J. BROKAW y C. BREMEN (Edts.) *Swimming and Flying in Nature*. vol. 1. Plenum Press, Nueva York. 289-299.
- COINEAU, Y. (1987): *Cómo hacer dibujos científicos, materiales y métodos*. [trad. de Coineau, Y. (1982): *Comment réaliser vos dessins scientifiques*. Bordas]. Ed. Labor. Barcelona. 1-237.
- CONWAY-MORRIS, S. (1994): Early metazoan evolution: first steps to an integration of molecular and morfological data. In: S. Bengton (Edt.), *Early life on Earth, Nobel Symposium No 84*. Columbia University Press, Nueva York. 450-459.
- CONWAY-MORRIS, S.; COHEN, B. L.; GAWTHROP, A. B.; CAVALIER-SMITH, T. y WINNEPENNINCKX, B. (1996): Lophophorate Phylogeny. *Science*, 272, 282.
- COURTESOLE, R. (1973): Le Cambrien Moyen de la Montagne Noire. Biostratigraphie. Imprimerie d'Oc. Toulouse. 1-248.
- COURTESOLE, R., PILLET, J. y VIZCAINO, D. (1988): Stratigraphie et paleontologie du Cambrien Moyen greseux de la Montagne Noire (versant meridional). *Memoire de la Société d'Etudes Scientifiques de l'Aude*. 1-63
- CRASKE, A. J. y JEFFERIES, R. P. S. (1989): A new mitrate from the Upper

- Ordovician of Norway, and a new approach to subdividing a plesion.
Palaeontology, 32 (1): 69-99.
- CRIPPS, A. P. (1991): A cladistic analysis of the cornutes (stem chordates).
Zoological journal of the Linnean Society, 102: 333-366
- DAILY, B. y JAGO, J. B. (1975): The trilobite *Lejopyge* Hawle and Corda and the Middle-Cambrian boundary. *Palaeontology*, 18: 527-550.
- DALEY, P. (1995): Anatomy, locomotion and ontogeny of the solute *Castericystis vali* from the Middle Cambrian of Utah. *Geobios*, 28 (5): 585-615.
- DALEY, P. (1996): The first solute which is attached as an adult: a Mid-Cambrian fossil from Utah with echinoderm and chordate affinities.
Zoological Journal of the Linnean Society, 117: 405-440.
- DANIEL, T.L. (1983). Mechanics and energetics of medusan jet propulsion.
Canadian Journal of Zoology, 61: 1406-1420.
- DANIEL, T., JORDAN, C. y GRUNBAUM, D (1992): Hydromechanics of swimming.
In: Advances in Comparative and Environmental Physiology, 11: 17-49
- DAVIS, J. I. (1993): Character removal as a means for assessing stability of clades. *Cladistics*, 9: 201-210.
- DERSTLER, K. L. (1985): Studies on the morphological evolution of echinoderms. Tesis Doctoral. University of California. 438 pp.
- DOMÍNGUEZ, P. : The early evolution of echinoderms. The class Ctenocystoidea revisited. *In: D. CARNEVALI & F. BONASORO (Edts.), Echinoderm Research 98, proceedings of the 5th European Conference on Echinoderms*. A. A. Balkema. Rotterdam (en prensa).
- DOMÍNGUEZ, P., GIL CID, M.D., SILVAN, E. y ESCRIBANO, M. (1994): Paleozoología de Cineta (Echinodermata, Carpoidea) del Cámbrico Medio. *In: S. Fernandez Lopez (Coord.), Comunicaciones de las X*

jornadas de paleontología. Universidad Complutense de Madrid, Madrid.

- DONOGHUE, M. J.; OLMSTEAD, R. G. B.; SMITH, J. F. y PALMER, J.D. (1992): Phylogenetic relationships of Dipsacales based on *rcbL* sequences. *Annales of the Missouri Botanical Garden*, 79: 333-345.
- DZIK, J. y ORŁOWSKI, S. (1995): Primitive ctenocystoid echinoderm from the earliest middle cambrian of Poland. *Annales de Paléontologie (Vert.-Invert.)*, 81 (1): 17-35.
- EFRON, B. (1979): Bootstrapping methods: another look at the jackknife. *Ann. Stat.* 7: 1-26.
- ERWIN, D. H. (1996): Understanding Biotic Recoveries: Extinction, Survival, and Preservation during the End-Permian Mass Extinction. In: D. JABLONSKI, D. H. ERWIN y J. H. LIPPS (Edts.), *Evolutionary Paleobiology*. The Chicago University Press. Chicago. 398-418.
- FARRIS, J. S. (1969): A successive approximations approach to character weighting. *Systematic Zoology*, 18: 374-385.
- FARRIS, J. S. (1970): Methods for computing wagner trees. *Systematic Zoology*, 34: 21-24.
- FARRIS, J. S. (1977): Phylogenetic analysis under Dollo's Law. *Systematic Zoology*, 26: 77-88.
- FARRIS, J. S. (1983): The logical basis of phylogenetic analysis. In: N. I. PLATNICK y V. A. FUNK (Eds), *Advances in Cladistics, Vol. 2: proceedings of the second meeting of the Willi Henning society*. Columbia University Press, Nueva York, pp.7-36
- FARRIS, J. S. (1988): *Hennig86 version 1.5 manual*. Programa informático distribuido por el autor, Port Jefferson Station, Nueva York.
- FARRIS, J. S. (1989a): The retention index and the homoplasy excess. *Systematic Zoology*, 38 (4): 406-407.

- FARRIS, J. S. (1989b): The retention index and the rescaled consistency index. *Cladistics*, 5: 417-419.
- FATKA, O. y KORDULE, V. (1984): *Acanthocystites* Barrande, 1887 (Eocrinoidea) from the Jince Formation (Middle Cambrian) of the Barrandian area. *Vestník Ústředního Ústavu Geologického* (= Bulletin of the Geological Survey, Prague), 59: 299-302.
- FATKA, O. y KORDULE, V. (1985): *Etoctenocystis bohémica* gen. et sp. nov., new ctenocystoid from Czechoslovakia (Echinodermata, Middle Cambrian). *Vestník Ústředního Ústavu Geologického* (= Bulletin of the Geological Survey, Prague), 60(4), 225-230.
- FELSENSTEIN, J. (1985): Confidence limits on phylogenies: an approach using the bootstrap. *Evolution*, 38: 16-24.
- FELSENSTEIN, J. (1989): PHYLIP (Phylogeny Inference Package) v. 3.2. *Cladistics*, 5: 164-166.
- FELSENSTEIN, J. (1995): *PHYLIP (Phylogeny Inference Package) v. 3.57c*. Programa informático y manual distribuido por el autor. Department of Genetics, University of Washington, Seattle.
- FIELD, K. G; OLSEN, G. J.; LANE D. J.; GIOVANNONI S. J.; GHISELIN M. T.; RAFF, E. C.; PACE, N. R. y RAFF R. A. (1988): Molecular phylogeny of the animal kingdom. *Science*, 239: 748-753.
- FRIEDRICH, W.P. (1993): Systematik und Funktionsmorphologie mittelkambrischer Cineta (Carpoidea, Echinodermata). *Beringeria*, 7.
- FRIEDRICH, W.P. (1995): Neue Nachweise mittelkambrischer Cineta (Carpoidea, Echinodermata) aus Marokko, Sardinien und Süd-Wales. In: G. GEYER & E. LANDING (Edts.), MOROCCO '95 - The Lower-Middle Cambrian standard of western Gondwana. *Beringeria Sonderheft* (número especial) 2 (1995)
- FITCH, W. M. (1971): Toward defining the course of evolution: minimum change for a specified tree topology. *Systematic Zoology*, 20: 406-416.

- GAGE, J. D. y TYLER, P. A. (1991): *Deep-Sea Biology: a Natural History of Organisms at the deep-sea Floor*. Cambridge University Press, Cambridge.
- GANS, C. (1989): Stages in the origins of vertebrates: analysis by means of scenarios. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 64: 221-268.
- GAUTHIER, J. (1986): Saurischian monophyly and the origin of birds. In: K. PADIAN (Ed.). *The origin of birds and the evolution of flight*. Mem. Calif. Acad. Sci. 8. 1-55.
- GREUTER, W., HAWKSWORTH, D.L., MCNEILL, J., MAYO, M.A., MINELLI, A., SNEATH, P.H.A., TINDALL, B.J., TREHANE, P. y TUBBS, P. (1996): Draft BioCode: the prospective international rules for the scientific names of organisms. *Taxon* 45 : 349-372.
- GEE, H. (1989): A backbone for the vertebrates. *Nature* 340: 596-597.
- GEE, H. (1996): Before the backbone, views on the origin of the vertebrates. Chapman & Hall, Londres. 1-346.
- GEYER, G. (1995): Cambrian correlations and subdivisions- A pre-meeting viewpoint. In: G. Geyer y E. Landing (Edts), *Moroco'95, the lower-Middle Cambrian standard of Western Gondwana*. *Beringeria*, nº especial 2: 168.
- GIL CID M. D. y DOMÍNGUEZ P. (1994): Nueva especie de Gyrocystis Jaekel, 1918 (equinodermo cincta) del Cámbrico Medio de Asturias. In: FERNANDEZ LOPEZ, S. (Coord.), *Comunicaciones de las X jornadas de paleontología*. Universidad Complutense de Madrid-Sociedad Española de Paleontología. 59-60.
- GIL CID M.D. y DOMÍNGUEZ P. (1995a): presencia de Gyrocystis Jaekel, 1918 en el Cámbrico Medio de Zafra (Badajoz). *Revista de la Sociedad geológica de España*, 8 (1-2): 261-271.

- GIL CID M.D. y DOMINGUEZ P. (1995b): *Gyrocystis cruzae*, una nueva especie de Cincta (Echinodermata Carpoidea) del Cámbrico Medio de El Ferredal de Quintana (Asturias, España). *Boletín Geológico y Minero*, 106 (6): 517-531.
- GIL CID, M.D., DOMINGUEZ, P. & ESCRIBANO, M. (1998): Biomechanical behaviour and anatomical features of Cincta (Carpoidea), In: R. Mooi & M. Telford (eds.), *Echinoderms*: San Francisco. Balkema, Rotterdam. 99
- GILBERT SMITH, A., BRIDEN, J.C. y DREWRY, G.E. (1973): Phanerozoic world maps. In: N. F. HUGHES (ed.), *Organism and Continents Through the time* (340 pag.). *Special Papers in Palaeontology*, 12: 93-105.
- GISLEN, T. (1930): Affinities between the Echinodermata, Enteropneusta and Chordonia. *Zoologiska Bidrag från Uppsala*, 12: 199-304.
- GLADFELTER, W. B. (1972): Structure and function of the locomotory system of *Polyorchis montereyensis* (Cnidaria, Hydrozoa). *Helgolander wissenschaftliche Meeresuntersuchungen*, 23: 38-79.
- GOLOBOFF, P. A. (1991): Homoplasy and the choice among cladograms. *Cladistics*, 7: 215-232.
- GRANT, R. E. (1972): Lophophore and feeding mechanism of the Productida (Brachiopoda). *Journal of Paleontology*, 46: 213-249.
- GUNTHER, L. F. y GUNTHER, V. G. (1981): Some Middle Cambrian fossils of Utah. *Brigham Young University Geology Studies*, 28 (1). 81.
- HALANYCH, K. M., BACHELLER, J. D., AGUINALDO, A. M. A., LIVA, S. M., HILLIS, D. M. y LAKE, J. A. (1995): Evidence from 18S ribosomal DNA that the lophophorates are protostome animals. *Science*, 267, 1641-1643.
- HALANYCH, K. M.; BACHELLER, J. D.; AGUINALDO, A. M. A.; LIVA, S. M.; HILLIS, D. M. y LAKE, J. A. (1996): Lophophore Phylogeny: response. *Science*, 272, 283.

- HAWKSWORTH y BISBY (1988): Systematics: the Keystone of biology, in Prospects in Systematics, (ed. D.L. Hawksworth), Clarendon Press, Oxford, pp. 3-30.
- HAVLÍČEK, V. y ŠNAJDR, M. (1957): Vrstevní sled a facie v brdském kambriu. *Vestník Ústředního Ústavu Geologického* (= Bulletin of the Geological Survey, Prague), 23 (1): 1-34.
- HENDERSON, R. A. y SHERGOLD, J.H. (1971): *Cyclocystoides* from the early Middle Cambrian rocks of northwestern Queensland. *Palaeontology*, 14:704-710.
- HENNIG, W. (1966): *Phylogenetic systematics*. University of Illinois Press, Urbana.
- HENNIG, W. (1968): *Elementos de una sistemática filogenética*. Editorial Universitaria de Buenos Aires. Buenos Aires. 1-347
- HENNIG, W. (1969): *Die Stammesgeschichte der Insekten*. Kramer, Frankfurt-am-Main.
- HENNIG, W. (1981): *Insect phylogeny* (trans. A. C. Pont). Wiley, Chichester.
- HILLIS, D. M. (1991): Discrimination between phylogenetic signal and random noise in DNA sequences. In: M. M. MYAMOTO y J. CRACRAFT (eds) *Phylogenetic Analysis of DNA sequences*, 278-294. Oxford University Press, Oxford.
- HILLIS, D. M. y BULL, J. J. (1993): An empirical test of bootstrapping as a method for assessing confidence in Phylogenetic analysis. *Cladistics*, 42 (2): 182-192.
- HOLLAND, P. W. H., HACKER, A. M. y WILLIAMS, N. A. (1991): A molecular analysis of the phylogenetic affinities of *Scoglossus cambriensis* Brambell & Colle (Hemichordata). *Philosophical Transactions of the Royal Society of London series B, Biological Sciences*, 332: 185-189.

- HUELSENBERCK, J. P. (1991): Tree-length distribution skewness: an indicator of phylogenetic information. *Systematic Zoology*, 40: 257-270.
- ICZN (1985): *International code of zoological Nomenclature* 1985. The International Trust for Zoological Nomenclature. 3^a ed.
- JAEKEL, O (1900): Über Carpoideen; eine neue Klasse von Pelmatozoen. *Z. dt. geol. Ges.*, 52: 661-677.
- JAEKEL, O (1918): Phylogenie und System der Pelmatozoen. *Palaeont. Z.*, 3: 1-128.
- JAGO, J. B. (1973): Cambrian agnostid communities in Tasmania. *Lethaia*, 6: 405-421.
- JAGO, J. B. (1979): Tasmanian Cambrian biostratigraphy- a preliminary report. *Journal of the geological Society of Australia*, 26: 223-230.
- JAGO, J. B. y DAILY, B. (1974): The trilobite *Clavagnostus* Howell from the Cambrian of Tasmania. *Palaeontology*, 17(1): 95-109.
- JEFFERIES, R. P. S. (1968): the subphylum calcichordata (Jefferies, 1967)- primitive fossil chordates with echinoderm affinities. *Bulletin of the British Museum, Natural History (Geology)*, 16: 243-339.
- JEFFERIES, R.P.S. (1969): *Ceratocystis pernery* Jaekel- a middle Cambrian chordate with echinoderm affinities. *Palaeontology*, 12: 494-535.
- JEFFERIES, R. P. S. (1979): The origin of chordates--a methodological essay. In: *The origin of major invertebrate groups*, Systematics Association Special Volume 12 (ed. M. R. HOUSE), pp. 443-77. Academic Press, New York.
- JEFFERIES, R. P. S. (1986): *The ancestry of the vertebrates*. British Museum, Natural History, London. i-vii+1-376.
- JEFFERIES, R. P. S. (1989): How to characterize the Echinodermata -some implications of the sister-group relationship between echinoderms and chordates. In: C. R. C. PAUL y A. B. SMITH (Edts.), *Echinoderms*

phylogeny and evolutionary Biology. Clarendon press, Oxford, 3-12.

JEFFERIES, R. P. S. (1990): The solute *Dendrocystoides scoticus* from the Upper Ordovician of Scotland and the ancestry of chordates and echinoderms. *Palaeontology*, 33: 631-679.

JEFFERIES, R. P.S. (1997a): A defence of the calcichordates. *Lethaia* 30: 1-10.

JEFFERIES, R. P. S. (1997b): Chordates, Echinoderms, and dorso-ventral inversion. In: J. A. WATERS Y C. G. MAPLES (Edts.). *Geobiology of echinoderms. Paleontological Society Papers* 3: 249-266.

JEFFERIES, R. P. S. y DOMÍNGUEZ, P. (1998): Orígenes de equinodermos y Cordados. *Colpa (Coloquios de Paleontología)*, 49:

JEFFERIES, R. P. S., BROWN, N. J. y DALEY, P. E. J. (1996): The early Phyllogeny of Chordates and Echinoderms and the origin of chordate left-right asymmetry and bilateral symmetry. *Acta Zoologica (Stockholm)*: 77 (2): 101-122.

JEFFERIES, R.P.S. Y LEWIS, D. N. (1978): The English Silurian fossil *Placocystites forbesianus* and the ancestry of the vertebrates. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*, 282: 205-323.

JEFFERIES, R. P. S., LEWIS, M. y DONOVAN, S. K. (1987): *Protocystites menevensis* a stem-group chordate (Cornuta) from the Middle Cambrian of South Wales. *Palaeontology*, 30, 429 -484, pls 54 60.

JELL, P.A., BURRETT, C.F. y BANKS, M.R. (1985): Cambrian and Ordovician echinoderms from eastern Australia. *Alcheringa*, 9(3), 183-208.

KÄLLERSJÖ, M.; FARRIS, J. S.; KLUGE, A.G. y BULT, C. (1992): Skewness and permutation. *Cladistics*, 8: 275-285.

KITCHING, I. J. (1992): Tree-building techniques. In: P. L. FOREY, C. J. HUMPHRIES, I. L. KITCHING, R. W. SCOTLAND, D. J. SIEBERT y D. M. WILLIAMS (Eds.) *Cladistics, a practical course in systematics*. The Systematics

Association publication nº 10: 72-88.

KLUGE, A. G. (1967): Higher taxonomic categories of geckonid lizards and their evolution. *Bulletin American Museum of Natural History*, 135: 1-60.

KLUGE, A. G. y FARRIS, J. S. (1969): Quantitative phylogenetics and the evolution of anurans. *Systematic Zoology*, 18: 1-32.

KOLATA, D. R., FREST, T. J. y MAPES, R. H. (1991): The youngest carpoid; occurrence, affinities, and life mode of a Pennsylvanian (Morrowan) mitrate from Oklahoma. *Journal of Paleontology*, 65(5), 844-855.

KOLATA, D. R. y GUENSBURG, T. E. (1979): *Diamphidiocystis*, a new mitrate "carpoid" from the Cincinnati (Upper Ordovician) Maquoketa Group in southern Illinois. *Journal of Paleontology*, 53(5), 1121-1135.

KOLATA, D. R. y JOLLIE, M. (1982): Anomalocystitid mitrates (Stylophora-Echinodermata) from the Champlainian (Middle Ordovician) Guttenberg Formation of the Upper Mississippi Valley region. *Journal of Paleontology*, 56(3), 631-653.

LA BARBERA, M. y VOGEL, S. (1982): The design of fluid transport systems in organisms. *American Sci.* 70: 54-60.

LAKE, J. A. (1990): Origin of metazoa. *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America*, 87: 763-766.

LEFEVBRE 1998

LIPSCOMB, D. (1994): *Cladistic analysis Using Hennig86*. Distribuido por la autora. Department of Biological Sciences. George Washington University. Washington D. C. 1-122

MAYR, E. (1963): *Animal species and evolution*. Belknap Press of Harvard University Press. Cambridge. Mass.

MAYR, E. (1969): The biological meaning of species. *Biological journal of the Linnean Society*, 1 (1969): 311-320.

- MADDISON, W. P. (1989): Reconstructing character evolution on polytomous cladograms. *Cladistics* 5: 365-377.
- MADDISON, W. P. y MADDISON, D. R. (1991): *MacClade: Interactive analysis of phylogeny and character evolution. Version 2.99 (Beta 9)*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- MADDISON, W. P. y MADDISON, D. R. (1992): *MacClade: Analysis of Phylogeny and Character evolution. Version 3*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- MARGUSH, T. y MCMORRIS, F. R. (1981): Consensus n-trees. *Bulletin of Mathematical Biology* 43: 239-244.
- MATSUMOTO, H. (1929): Outline of a classification of Echinodermata. *Science Reports of Tohoku University, Sendai. (Geology)*, 13: 27-33
- McHUNGH, D. (1997): Molecular evidence that echiurans and pogonophorans are derived annelids. *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America*, 94:8006-8009.
- MCKERROW, W. S. y SCOTSE, C. R. (Edts) (1990): Palaeozoic palaeogeography and biogeography. *Geological Society Memoir* 12, 1-435. Londres
- MEACHAN, C. (1984): The role of hypothesized direction of characters in the stimulation of evolutionary history. *Taxon*, 33 (1): 26-38.
- MINELLI, A. (1993): *Biological Systematics, the state of the art*. Chapman & Hall. Londres. 387 pp.
- MOOI, R. y DAVID, B. (1997): Skeletal Homologies of Echinoderms. In: J. A. WATERS y C. G. MAPLES (Edts.), *geobiology of echinoderms. Paleontological Society Papers* 3: 305-335.
- NIELSEN, N. F.; LARSEN, P. S.; RISIGÅRD H. U. y JØNSEN, C. B. (1993): Fluid motion and particle retention in the gill of *Mytilus edulis*: video recordings and numerical modeling. *Marine Biology*, 116: 61-71.

- NORDLANDER, G.; LIU, Z. y RONQUIST, F. (1996): Phylogeny and historical biogeography of the cynipoid wasp family Ibalidae (Hymenoptera). *Systematic Entomology* 21: 151-166.
- O'DOR, R. K. (1982): Respiratory metabolism and swimming performance of the squid, *Loligo opalescens*. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 39 (4): 580-587.
- O'DOR, R. K. (1988): The forces acting on swimming aquid. *Journal of experimental biology*, 137: 421-442.
- OLMSTEAD, R. G. B.; BREMER, B.; SCOTT, K. M. y PALMER, J.D. (1993): A parsimony analysis of the Asteridae sensu lato based on *rcbL* sequences. *Annales of the Missouri Botanical Garden*, 80: 700-722.
- ORŁOWSKI, S. (1959): Archaeocyatha from the Middle Cambrian of the Holy Cross Mts. *Bull. Acad. Polon. Sci., serie Sciences Terre*, 7: 363-368.
- ORŁOWSKI, S. (1964): Kambr środkowy i jego fauna we wschodniej części Gór Świętokrzyskich (Middle Cambrian and its fauna in the Eastern part of the Holy Cross Mts.), *Studia Geologica Polonica*, 16: 1-94
- ORŁOWSKI, S. (1975): Jednostki litostratygraficzne kambru i górnego prekambriu Gór Świętokrzyskich. *Acta geologica Polonica*, 16: 257-291.
- ORŁOWSKI, S. (1985): New data on the Middle Cambrian trilobites and stratigraphy in the Holy Cross Mts. *Acta geologica Polonica*, 35: 251-263.
- PACKARD, A. (1969): Jet propulsion and the gigant fiber response of *Loligo*. *Nature*, 221:875-877.
- PAGE, R. D. M. (1991): COMPONENT: Tree comparison software for Microsoft Windows, version 2.0. The Natural History Museum, London.
- PARSLEY, R.L. (1980): Homalozoa. Broadhead, Thomas W., Waters, Johnny A, *Echinoderms, notes for a short course*, Univ. Tenn., Dep. Geol. Sci.,

- Knoxville, TN, United-States. *Studies-in-Geology-(Knoxville)*. 3:106-117.
- PARSLEY, R. L., (1982): Homalozoans. *In*: J. SPRINKLE (Ed.), *Echinoderm faunas from the Bromide Formation, v. Middle Ordovician*, p. Univ. Tex.
- PARSLEY, R. L., (1988): Feeding and respiratory strategies in Stylophora. *In*: C.R.C. Paul y A. B. Smith, *Echinoderm Phylogeny and Evolutionary Biology*. Clarendon Press. Oxford. 347-361.
- PARSLEY, R. L. (1991): Review of selected North American mitrate stylophorans (Homalozoa: Echinodermata): *Bulletins of American Paleontology*, 100: 1-57.
- PARSLEY, R. L. y CASTER, K. E., 1975, Zoological affinities and functional morphology of the Mitrata (Echinodermata): *Geol. Soc. Am., Abstr. Programs*, 7: 1225-1226.
- PARSLEY, R. L. y CASTER, K. E. (1982): Functional morphology of mitrate homalozoans (Echinodermata). *The Geological Society of America*, p. 583.
- PATTERSON, C. (1981): Significance of fossils in determining evolutionary relationships. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 12: 195-223.
- PATTERSON, C. y ROSEN, D. E. (1977): Review of the ichthyodectiform and other Mesozoic teleost fishes and the theory and practice of classifying fossils. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 158, 85-172.
- PAUL, C. R. C. (1968): Morphology and function of the dichopore pore-structures in cystoids. *Palaeontology*, 11: 697-730.
- PAUL, C. R. C. (1972): Morphology and function of the exotecal pore-structures in cystoids. *Palaeontology*, 15: 1-28.
- PAUL, C. R. C. (1975): A reappraisal of the paradigm method of functional analysis in fossils. *Lethaia*, 7:15-21.
- PAUL, C. R. C. (1977): Evolution of primitive echinoderms. *In*: A. HALLAM (Edt.),

Patterns of evolution. Elsevier, Amsterdam. 123-158.

PAUL, C. R. C. (1995): Functional inference in fossils echinoderms. *In*: R. Emsom, A. B. Smith y A. Campbell (Eds.), *Echinoderms Researchs 1995.*, A. A. Balkema, Rotherdam. 215-222.

PAUL, C. R. C. y SMITH, A. B. (1984): The early radiation and phylogeny of echinoderms. *Biological Reviews* 59, 443-81.

PETERSON, K. J. (1995): A phylogenetic test of the calcichordate scenario. *Lethaia* 28: 25-38.

PHILIP, G. M. (1979): Carpoids: echinodermes or chordates?. *Biological Review.* 54: 439-471.

PHILIP, G. M. (1981): *Notocarpus garratti* gen. et sp. nov., a new Silurian mitrate carpoid from Victoria. *Alcheringa*, 5(1-2): 29-38.

QUEIROZ, K. y GAUTHIER, J. (1992): Phylogenetic taxonomy. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 23: 449-480.

RAFF, R. A. (1996): *The shape of life: genes, development, and the evolution of animal form*. The University of Chicago Press. Chicago. 520 pp.

RIDLEY, M. (1986): *Evolution and Classification: The reformation of cladism*. Longman Group Limited, London.

RIDLEY, M. (1993): *Evolution*. Blackwell Scientific Publications. Boston. MA.

ROBISON, R. A. (1976): Middle Cambrian trilobite biostratigraphy of the Great Basin. *Brigham Young University Geological Studies*, 23 (2): 93-109.

ROBISON, R. A. (1984): Cambrian agnostids of North America and Greenland, Part I, ptychagnostidae. *University of Kansas Paleontological Contributions*, 109: 1-59.

ROBISON, R.A. y SPRINKLE, J. (1969): A new echinoderm from the middle Cambrian of Utah. *Geol. Soc. Amer., Abstr. 1969, Part 5 (Rocky Mt.*

Sect.).

ROBISON, R.A. y SPRINKLE, J. (1969): Ctenocystoidea. New class of primitive echinoderms. *Science*, 166 (3912): 1512-1514.

ROBISON, R. A., ROSOVA, A. V., ROWELL, A. J. y FLEETCHERT, T. P. (1977): Cambrian boundaries and divisions. *Lethaia*, 10: 257-262.

ROHLF, F. J. (1981): Consensus indices for comparing classifications. *Mathematical Biosciences*, 59: 131-144.

RONQUIST, F. (1995): Ancestral areas revisited. *Syst. Biol.* 44: 572-575.

RONQUIST, F. (1996): DIVA version 1.1 Programa y manual distribuido por el autor, Uppsala University (FTP anonimo: ftp.uu.se o ftp.sysbot.uu.se). Versiones Power Mac, Macintosh y Windows 32 bits.

RONQUIST, F. (1997): Dispersal-vicariance analysis: A new approach to the quantification of historical biogeography. *Systematic Biology*, 46:46(1):195-203.

ROZHNOV, S. V. (1990): Cambrian echinoderms on the territory of the USSR. In L.N. REPINA y A.J. Zhuravlev (Edts.), *Third International Symposium on the Cambrian System*. Novosibirsk. 153.

ROWELL, A. J., ROBISON, R. A. y STRICKLAND, D. K. (1982): Aspects of Cambrian agnostid phylogeny and chronocorrelation. *Journal of Paleontology*, 56 (1): 161-182.

RUDWICK, M. J. S. (1964): The inference of function from structure in fossils. *Br. J. Phil. Sci.* 15: 27-40

SANDERSON, M. J. (1989): Confidence limits on phylogenies: the bootstrap revisited. *Cladistics*, 5: 113-29.

SCHAEFFER, B. (1987): Deuterostome monophyly and the phylogeny. In: M. K. HECHT, B. WALLACE y G. C. PRANCE (Edts.), *Evolutionary Biology*. Plenum, New York. 179-235.

- SCHRAM, F. R. (1991): Cladistic analysis of metazoan phyla and the placement of fossil problematica. *In* : A. M. SIMONETTA y S. CONWAY MORRIS (Edts.), *The early evolution of metazoa and the significance of problematic taxa*. Cambridge University Press, Cambridge. 35-46.
- SDZUY, K. (1993): Early Cincta (Carpoidea) from the Middle Cambrian of Spain. *Beringeria*, 8: 189-207.
- SEIKMAN, J. (1963): On a pulsating jet from the end of a tube, with application to the propulsion of aquatic animals. *Journal of Fluid Mechanics*, 15: 399-418.
- SEPKOSKI, J.J. (1993): Fundamentos. La vida en los oceanos. *In*: S. J. GOULD (Ed.), *El Libro de la vida*. p.57
- SHINN, G. L. y ROBERTS M. E. (1994): Ultrastructure of hatchling chaetognaths (*Ferosagitta hispida*): epithelial arrangement of the mesoderm and its phylogenetic implications. *Journal of Morphology*, 219: 143-163.
- SIGNOR, P. W. (1982): A critical re-evaluation of the paradigm method of functional inference. *Neues Jahrbuch für geologie und Paäontologie, Abhandlungen*, 164: 59-63.
- SIEBERT, D. J. (1992): Tree statistics; trees and "confidence"; consensus trees; alternatives to parsimony; character weighting; character conflict and its resolution. *In*: P.L. Forey, C.J. Humphries, I.L. Kitching, R.W. Scotland, D.J. Siebert y D.M. Williams. *Cladistics: A practical course in systematics*. Clarendon Press, Oxford. 72-88.
- SLICE, D. E. (1994): *GRF-ND, generalized rotational fitting of n-dimensional landmark data*. Manual y Software distribuido por el autor. Dept. of ecology and evolution. State University of New York at Stony Brook. Nueva York.
- SMITH, A. B. (1980): Stereom Microestructure of the echinoid test. *Special Papers in Palaeontology*, 25: 1-81.

- SMITH, A. B. (1984): Classification of the Echinodermata. *Palaeontology* 27, 431-59.
- SMITH, A. B. (1985): Echinoderms. In: J.W. MURRAY (Ed.), *Atlas of Invertebrate Macrofossils*. Longman. Harlow, Essex. 241 p.
- SMITH, A. B. (1986): Cambrian eleutherozoan echinoderms and the early diversification of edrioasteroids. *Palaeontology* 28: 715-756.
- SMITH, A. B. (1988): Fossil evidence for the relationships of extant echinoderm classes and their times of divergence. In: C.R.C. Paul y A. B. Smith, *Echinoderm Phylogeny and Evolutionary Biology*. Clarendon Press. Oxford. 85-97.
- SMITH, A. B. (1994): *Systematics and the fossil record, documenting evolutionary patterns*. Blackwell Scientific Publications. Londres. i-viii+1-223.
- SOKAL, R. R. y ROHLF, F. J. (1979): *Biometría, principios y métodos estadísticos en la investigación biológica*. H. Blume Ediciones. 832 pp. Madrid.
[edición española de Sokal, R. R. y Rohlf, F.J. (1969): *Biometry*. Freeman and co.]
- SORENSEN, M. D. (1996): *TreeRot*. Distribuido por el autor (FTP anonimo).
Museum of Zoology, University of Michigan, Ann Arbor, MI 48109-1079.
- SOUTHWARD, E.C. (1975): Fine structure and phylogeny of the Pogonophora. *Symposia of the Zoological Society of London*, 36: 235-251.
- SPRINKLE, J. (1973): *Morphology and evolution of blastozoan echinoderms*. Special publication. The Museum of Comparative Zoology. Harvard University. Cambridge, Mass. 1-284.
- SPRINKLE, J. (1992): Radiation of Echinodermata. In: J. H. LIPPS and P. W. SIGNOR (Edts.), *Radiation of echinodermata. Origin and early evolution of the metazoa. Topics in Geobiology*, 10. Plenum Press. Nueva York. 375-398.

- SPRINKLE, J. y ROBISON, R. A. (1978): Addendum to Subphylum Homalozoa, Ctenocystoids. In: R. C. MOORE y C. TEICHERT (eds.), *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part T Echinodermata 2, vol.3. Lawrence*. T998-T1002.
- SWOFFORD, D. L. (1985): *PAUP: Phylogenetic Analysis Using Parsimony, version 2.4*. Programa informático distribuido por the Illinois Natural History Survey, Champaign, Illinois. Manual 1-54.
- SWOFFORD, D. L. (1990): *PAUP: Phylogenetic Analysis Using Parsimony, version 3.0*. Programa informático distribuido por the Illinois Natural History Survey, Champaign, Illinois. Manual 1-164.
- SWOFFORD, D. L. (1995): *PAUP: Phylogenetic Analysis Using Parsimony, version 3.1*. Programa informático distribuido por Center for Biodiversity. Illinois Natural History Survey, Champaign, Illinois. Manual (D. L. Swofford y D. P. Begle) 1-253.
- SWOFFORD, D. L. y MADDISON W. (1987): Reconstructing Ancestral Character states under Wagner Parsimony. *Mathematical Biosciences*, 87: 199-229.
- SWOFFORD, D. L. y OLSEN G. J. (1990): Phylogeny reconstruction. In: D. M. HILLIS y C. MORTITZ (Eds), *Molecular Systematics*. Sinauer, Sunderland. Massachusetts. 411-501.
- TELFORD, M. J. y HOLLAND, P. W. H. (1993): The phylogenetic affinities of the chaetognaths: a molecular analysis. *Molecular Biology and evolution*, 10: 660-676.
- TRUEMAN, E. R. (1980): Swimming by jet propulsion. In: H. Y. ELDER & E. R. TRUEMAN (Edts.), *Aspects of animal movement*. Cambridge University Press, Cambridge. 93-105.
- TRUEMAN, E. R. y PACKARD, A. (1968): Motor performances of some cephalopods. *Journal of experimental biology*, 49: 495-507.

- TURBEVILLE, J. M., SCHULZ y RAFF, R. A. (1993): Deuterostome phylogeny and the sister group of chordates: evidence from molecules and morphology. *Molecular biology and Evolution*, 11: 648-655.
- UBAGHS, G. (1961): Sur la nature de l'organe appelé tige ou pédoncule chez les carpoïdes Cornuta et Mitrata. *Comptes Rendus Hebdomadaires des Séances de l'Académie des Sciences Paris*, 235: 2738-2740.
- UBAGHS, G. (1967): Homostelea. In: R. C. MOORE (ed.), *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part 5 Echinodermata 1, vol. 2*. Lawrence. S565-S581.
- UBAGHS, G. (1967): Stylophora. In: R. C. MOORE (ed.), *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part 5 Echinodermata 1, vol. 2*. Lawrence. S495-S565.
- UBAGHS, G. (1975): Early Paleozoic echinoderms. *Annual Review of Earth & Planetary Science*, 3: 79-98.
- UBAGHS, G. (1987): Echinodermes nouveaux du Cambrien moyen de la Montagne Noire (France). *Annales de Paléontologie* (1982), 73(1), 1-27.
- UBAGHS, G. y CASTER K. E. (1967): Homalozoans. In: R. C. MOORE (ed.), *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part 5 Echinodermata 1, vol. 2*. Lawrence. S495.
- UBAGHS, G. y ROBISON, R.A. (1985): A new Homoiostelean and a new Eocrinoid from the Middle Cambrian of Utah. *University of Kansas Paleontological Contributions, Paper*, 115: 24 pág.
- UBAGHS, G. y ROBISON, R.A. (1988): Homalozoan echinoderms of the Wheeler Formation (Middle Cambrian) of western Utah. *University of Kansas Paleontological Contributions, Paper*, 120, 17 pág.
- VALENTINE, J. W. (1997): Cleavage patterns and the topology of the metazoan tree of life. *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America*, 94: 8001-8005.
- VAN DER LAND, J. y NØRREVANG, A. (1975): The systematic position of

- Lamellibrachia (sic) (Annelida, Vestimentifera). *Z. Zool. Syst. Evol. Sonderheft* 1: 86-101.
- VOGEL, S. (1994): *Life in moving fluids. The physical biology of flow*. 2^a Ed. Princenton University Press. Princenton. 1-467.
- WADA, H. y SATOH, N. (1994): Details of the evolutionary history from invertebrates to vertebrates, as deduced from the sequence of 18S rRNA. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 91: 1801-1804.
- WAGNER, W. H. (1961): Problems in the classification of ferns. *Recent Advances in Botany*, 1: 841-844.
- WAGNER, W. H. (1963): Biosystematics and taxonomic categories in lower vascular plants. *Regnum Vegetabile*, 27: 63-71.
- WAINWRIGHT, S. A.; BIGGS, W. D. CURREY, J. D. & GOSLINE, J. M. (1980): *Diseño mecánico en organismos*. [trad. de la 1^a ed. inglesa: WAINWRIGHT, S. A.; BIGGS, W. D. CURREY, J. D. & GOSLINE, J. M. (1976): *Mechanical Design in Organisms*, Edward Arnold (Publishers) limited]. H. Blume Ediciones. 1-481. Madrid.
- WALCOTT, C. D. (1908): Nomenclature of some Cambrian Cordilleran formations. *Smithsonian Miscellaneous Collection*, 53 (1): 1-12.
- WESTERGÅRD, A. H. (1946): Agnostidea of the Middle Cambrian of Sweden. *Sveriges Geol. Unders*, C477:1-141.
- WEBB, M. (1964): The posterior extremity of *Siboglinum fiordicum* (Pogonophora). *Sarsia*, 15: 33-36.
- WEBBY, B. D. (1968): *Astrocystites distans* sp. nov., an edrioasteroid from the Ordovician of eastern Australia. *Palaeontology*, 11: 513-525.
- WILLMER, P. (1990): *Invertebrate relationships, Patterns in animal evolution*. Cambridge University Press, Cambridge. 1-400.

WILSON G. B., JAHN, T. L., QUINTON, P. M. y FONSECA, J. R. (1974): Studies on ciliary beating of frog pharyngeal epithelium *in vitro* II. relationships between beat form, metachronal coordination, fluid flow and particle transport. *In*: T. Y.-T WU, C. J. BROKAW y C. BREMEN (Edts.) *Swimming and Flying in Nature*. vol. 1. Plenum Press, Nueva York. 301-316.

ZYLINSKA, A. (1995): Trilobites and accompanying fauna in the Cambrian sequence of the Holy Cross Mountains, Poland. *In*: G. GEYER & E. LANDING (Edts.), MOROCCO '95 - The Lower-Middle Cambrian standard of western Gondwana. *Beringeria Sonderheft* (número especial) 2 (1995)